ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

8

АВГУСТ

„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 581.33 : 620.187
© 1991 г.

Т. А. Плющ

К ВОПРОСУ ОБ УЛЬТРАСТРУКТУРЕ ЯЙЦЕВОГО АППАРАТА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

T. A. PLYUSHCH. ON THE EGG APPARATUS ULTRASTRUCTURE IN ANGIOSPERMS

Обобщаются данные по тонкому строению яйцевого аппарата, полученные преимущественно в 80-е годы. Рассматриваются процесс дифференциации яйцевого аппарата и особенности его структуры у разных растений.

В 80-е годы получены электронномикроскопические данные о клеткообразовании в зародышевом мешке, дифференциации яйцевого аппарата и его специфике у разных растений перед оплодотворением. Попытаемся их суммировать.

Клеткообразование в зародышевом мешке исследовали у *Hordeum vulgare* (Cass et al., 1985, 1986). Согласно описанию, данному авторами, формирование стенок происходит с участием фрагмопластов, сохранившихся после последнего митоза. Один из фрагмопластов микропилярного полюса располагается вдоль длинной оси ценоцита, другой — поперечно ей. В зоне первого при слиянии пузырьков Гольджи образуется вертикальная стенка между синергидами, в зоне второго — горизонтальная между клетками яйцевого аппарата и центральной клеткой. Последняя стенка дает ответвление под углом 60 °, которое отделяет яйцеклетку от синергид. Таким образом, на двух фрагмопластах формируются три стенки.

Изучение яйцевого аппарата *Adoxa moschatellina, Rudbeckia hirta, Tamarix kotschyi, Majanthemum bifolium* (Плющ, Банникова, 1989; Плющ, 1989а, д) показало, что сразу после цитокинеза он является недифференцированным (рис. 1). Его клетки занимают в зародышевом мешке одинаковое положение, не поляризованы (их ядра располагаются в центре — табл. I, *1, 2*), по всей поверхности окружены полисахаридными оболочками (табл. I, *1, 3*), имеют одинаковую морфологию ядер и цитоплазмы (табл. I, *2*). В ходе развития зародышевого мешка одновременно с ростом клеток структура яйцевого аппарата преобразуется. 1. Изменяется топография клеток. Базальные концы синергид занимают микропилярный выступ зародышевого мешка, базальный конец яйцеклетки располагается ниже, примыкает к верхнему латеральному участку оболочки зародышевого мешка. Площадь контакта яйцеклетки с последней, а значит и соматическими тканями, резко сокращается (относительно ее увеличившегося объема). 2. Происходит поляризация клеток. В них формируются крупные вакуоли. При этом в яйцеклетке крупная вакуоль располагается в базальном конце, ядро и цитоплазма — в апикальном (табл. I, *4*). В синергидах, напротив, вакуоли находятся в апикальной части, ядро и цитоплазма — в базальной (исключение — синергиды *Adoxa moschatellina*). 3. Иной становится структура оболочек. Полисахаридные стенки сохраняются только в микропилярной половине клеток, халазальные концы клеток окружены одной плазмалеммой (табл. I, *5*) (это несвойственно синергидам *Adoxa moschatellina*). В синергидах

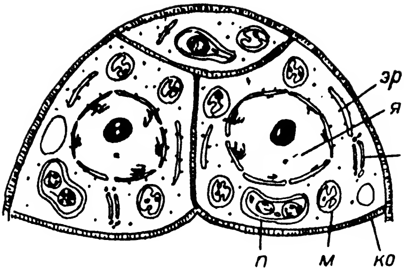


Рис. 1. Недифференцированный яйцевой аппарат вскоре после цитокинеза.

д — диктиосома, *ко* — клеточная оболочка, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.

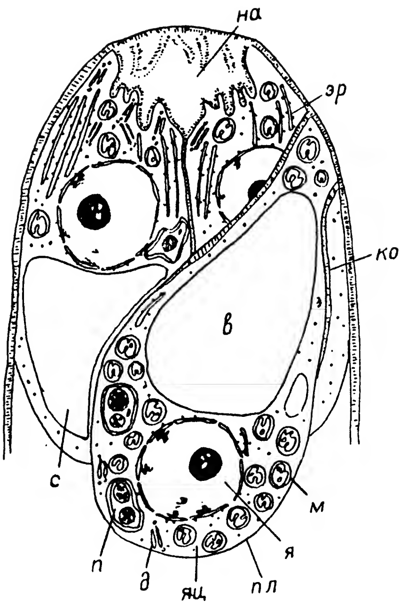


Рис. 2. Отчетливо дифференцированный яйцевой аппарат перед оплодотворением.

в — вакуоль, *на* — нитчатый аппарат, *пл* — плазмалемма, *с* — синергида, *яц* — яйцеклетка. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ряда растений формируется нитчатый аппарат. 4. Наконец, в различном направлении изменяется структура цитоплазмы клеток, в яйцеклетке преобладающими органеллами становятся митохондрии и пластиды, а в синергидах значительное развитие получают эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи. Таким образом, формируется отчетливо дифференцированный яйцевой аппарат (рис. 2). Отдельные детали этого процесса наблюдали также у *Spinacia oleracea* (Wilms, 1981), *Epipactis atrorubens* (Savina, Zhukova, 1983), *Epilobium hirsutum, Chamerion angustifolium* (Гвилава, 1987), *Helianthus annuus* (Jensen et al., 1990).

Судя по данным литературы и нашим наблюдениям, отчетливо дифференцированный яйцевой аппарат свойствен перед оплодотворением большинству цветковых. Однако у ряда растений в этот период яйцевой аппарат имеет иное строение. Так, у *Lilium candidum* (Плющ, 1987) и *Gagea lutea* соотношение различных цитоплазматических органелл в яйцеклетке и синергидах приблизительно одинаковое (ЭР и АГ слабо развиты), но частота распределения органелл и рибосом в синергидах выше, чем в яйцеклетке; кроме того, в синергидах более высокая электронная плотность гиалоплазмы и нуклеоплазмы ядер. У *Peperomia blanda* (Плющ, 1983) по морфологии цитоплазмы яйцеклетка и синергиды не различаются, но в яйцеклетке ядро имеет лопастную форму, а в синергидах отмечен почти ровный контур оболочки (первоначально яйцевой аппарат *P. blanda* недифференцированный, различие между двумя типами клеток выявляется не сразу). В яйцевом аппарате *Lilium regale* (Плющ, 1987) яйцеклетка и синергиды морфологически не различаются: структура цитоплазмы и ядер во всех клетках одинаковая (число элементов ЭР и АГ в них небольшое).

Как видно, по степени различия в структуре цитоплазмы и ядер яйцеклетки и синергид перед оплодотворением можно выделить 3 типа яйцевого аппарата: 1 — отчетливо дифференцированный (яйцеклетка и синергиды резко различаются по структуре цитоплазмы; большая часть видов цветковых имеет такой тип развития) (рис. 2); 2 — слабо дифференцированный (яйцеклетка и синергиды

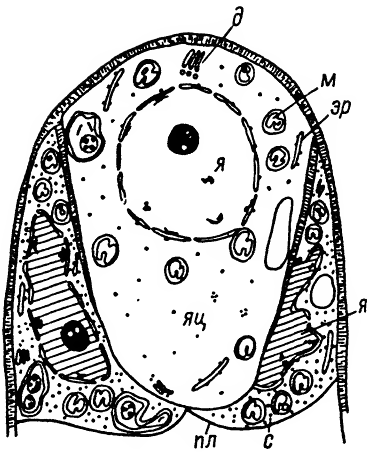


Рис. 3. Слабо дифференцированный яйцевой аппарат перед оплодотворением.

Обозначения те же, что на рис. 1, 2.

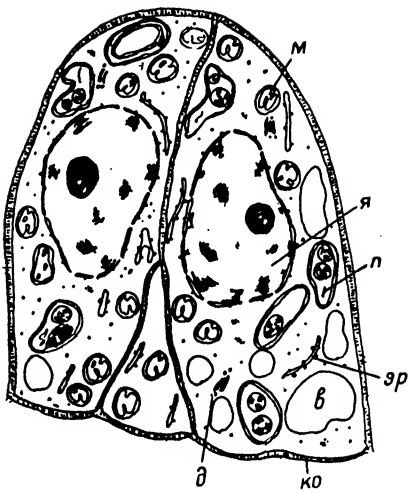


Рис. 4. Недифференцированный яйцевой аппарат перед оплодотворением.

Обозначения те же, что на рис. 1, 2.

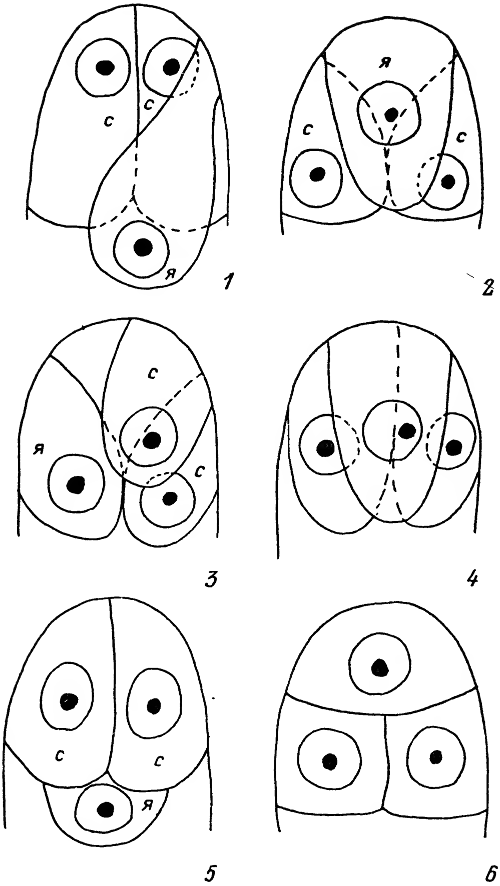
слабо различаются по структуре цитоплазмы или не различаются, но морфология их ядер, как правило, различна; это характерно, например, для *Peperomia blanda, Lilium candidum, Gagea lutea* (Плющ, 1983, 1987)) (рис. 3); 3 — недифференцированный (клетки яйцевого аппарата имеют сходную структуру ядер и цитоплазмы; такой тип свойствен *Lilium regale* (Плющ, 1987)) (рис. 4).

Термины «слабо дифференцированный» и «недифференцированный» яйцевой аппарат используются и в светооптических наблюдениях (см., например, Герасимова-Навашина, 1962; Петрова, 1977; Кравец, 1987). При этом, естественно, учитываются признаки, различимые в световом микроскопе: полярность, топография клеток, их форма, размер, наличие или отсутствие в синергидах нитчатого аппарата. Слабо дифференцированный яйцевой аппарат у некоторых видов лилии Е. А. Кравец (1987 : 6) описывает следующим образом: «В яйцевом аппарате зрелого зародышевого мешка яйцеклетка отличается от синергид большими размерами, округлыми контурами, тонкой структурированностью ядра и характерной вакуолизацией цитоплазмы. Тем не менее различия между яйцеклеткой и синергидами у лилии не четко выражены. В частности, синергиды лишены нитчатого аппарата и типичной для этих клеток полярности в расположении ядер и вакуоли». Эти признаки в основном характерны и для яйцевого аппарата *Lilium candidum*, который по электронномикроскопическим данным определен нами как слабо дифференцированный. У *Lilium regale* недифференцированный яйцевой аппарат описывается как при светооптическом, так и электронномикроскопическом исследованиях (Герасимова-Навашина, 1962; Петрова, 1977; Плющ, 1987). У этого вида клетки яйцевого аппарата сходны по структуре цитоплазмы и ядер, полярности и топографии (вероятно, по ряду признаков дифференциация яйцеклетки и синергид происходит сопряженно, как это показано для отчетливо дифференцированного яйцевого аппарата); т. е., как видно, у ряда цветковых определение типа яйцевого аппарата при светооптическом и электронномикроскопическом изучении является аналогичным.

Можно предположить, что рассматриваемая классификация типов яйцевого аппарата при накоплении данных станет более дробной. В этом отношении примечательны примеры *Adoxa moschatellina* и *Ulmus laevis* (Плющ, Банникова, 1989; Плющ, 1989б). У *Ulmus laevis* яйцеклетка и синергиды имеют сходную структуру цитоплазмы и ядер, т. е. их можно рассматривать как недиффе-

Рис. 5. Варианты топографии клеток яйцевого аппарата перед оплодотворением.

с — синергида, *я* — яйцеклетка.



ренцированные. Однако они характеризуются типичной полярностью. Это дает основание отнести яйцевой аппарат *Ulmus laevis* к слабо дифференцированным, но при светооптическом наблюдении, когда структура цитоплазмы не видна, он описывается как отчетливо дифференцированный. У *Adoxa moschatellina* яйцевой аппарат рассматривается нами как отчетливо дифференцированный, однако морфология его синергид не соответствует таковой в этом типе. Иными словами, предложенная классификация в значительной мере условна и в дальнейшем может быть модифицирована. В нее, очевидно, будут введены такие признаки, как полярность, топография клеток, наличие в синергидах нитчатого аппарата и другие, что приведет в соответствие светооптическую и электронномикроскопическую типизацию яйцевых аппаратов. Пока проведем дополнительное сравнение структуры яйцевого аппарата перед оплодотворением у разных растений.

Топография. В настоящее время можно выделить следующие варианты топографии клеток яйцевого аппарата (рис. 5, *1—6*). *1* — базальные и апикальные концы синергид располагаются выше, чем у яйцеклетки. Это, во-первых, механически предотвращает попадание пыльцевой трубки в яйцеклетку, а, во-вторых, способствует первоочередному контакту одного из спермиев, после выхода их в «щель», с яйцеклеткой, а не второй, сохранившейся, синергидой (большинство цветковых). *2* — базальный конец яйцеклетки и, возможно, апикальный локализованы выше, чем у синергид (*Lilium candidum*). *3* — базальный и апикальный концы одной из синергид располагаются выше, чем у другой и яйцеклетки (*Gagea lutea*). *4* — базальные и апикальные концы всех клеток находятся приблизительно на одном уровне (*Lilium regale*). *5* — основание яйцеклетки не контактирует с оболочкой зародышевого мешка, а примыкает к апикальной поверхности синергид (*Jasione montana* (Berger, Erdelska, 1973)), в светооптическом исследовании небольшая зона соединения яйцеклетки с оболочкой зародышевого мешка у этого вида, кажется, обнаружена). *6* — у *Convallaria majalis* отмечены зародышевые мешки, в которых микропилярный конец занят только одной клеткой, тогда как две другие базальными концами контактируют с ее апикальной поверхностью и только латеральными частями соприкасаются с оболочкой зародышевого мешка. В зародышевом мешке *Convallaria majalis* после оплодотворения основание зиготы примыкает к апикальной части сохранившейся синергиды.

Из всех вариантов наиболее распространен у цветковых первый. Почти при всех вариантах ясен возможный путь следования пыльцевой трубки в синергиду, а затем спермиев из синергиды в экстраплазматическое пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой («щель»). Но как происходит передача спермиев из синергиды в «щель» в зародышевых мешках *Convallaria majalis*, описанных в 6-м варианте, пока неизвестно.

Оболочки. У подавляющего большинства растений в яйцевом аппарате полисахаридные оболочки присутствуют только в базальной половине клеток, их апикальные концы окружены одними плазмалеммами. Среди изученных в электронном микроскопе выявлены также растения, у которых клетки яйцевого аппарата по всей поверхности окружены одними плазмалеммами. Это — *Peperomia blanda* и *Gagea lutea* (Плющ, 1983). Известны примеры и противоположного рода. У *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968a, b), *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969), *Glycine max* (Folsom, Peterson, 1984), *Galanthus nivalis* (Гваладзе, Ахалкаци, 1986), *Lilium regale, Convallaria majalis* (Плющ, 1987, 1989 г) в клетках яйцевого аппарата присутствуют полные стенки. Зародышевый мешок этих растений описывается как «зрелый», т. е. перед оплодотворением, но, вероятно, у *Epidendrum scutella* его исследовали на более ранней стадии (это можно отнести также к *Lilium regale* и *Convallaria majalis*), так как у другой орхидеи — *Epipactis atrorubens* (Savina, Zhukova, 1983) — показана трансформация полных оболочек в частичные.

Высказывается предположение, что наличие в апикальной зоне клеток яйцевого аппарата «зрелого» зародышевого мешка одних плазмалемм связано с процессом оплодотворения. Пока остается открытым вопрос, возможно ли осуществление этого процесса при наличии полных стенок в клетках яйцевого аппарата и действительно ли у некоторых видов они сохраняются до момента оплодотворения. Есть данные о том, что у *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968b) в оболочке, общей для синергиды, принявшей пыльцевую трубку, и зиготы, присутствует пора; процесс оплодотворения наблюдали у *Galanthus nivalis* (Гваладзе, Ахалкаци, 1986).

В синергидах многих растений, но не всех, на микропилярном участке стенки формируются выросты. По этому признаку предложено различать 3 группы синергид (Vassilyev, Lobkov, 1990). 1. Синергиды с типичным нитчатым аппаратом, представленным лабиринтом клеточной стенки, функция которого заключается в увеличении плазмалеммы и интенсификации трансмембранного транспорта растворов (абсорбции). Большинство видов относится к этой категории. 2. Синергиды без нитчатого аппарата (*Lilium, Calendula* и др.). 3. Синергиды без типичного нитчатого аппарата, но со слизистым слоем полисахаридов и белков, который наблюдается только в электронном микроскопе как специфическое расширение общей стенки синергид в ее микропилярной части, с вероятной функцией хемотропной активности (*Streptocarpus, Torenia, Petunia* и др.); такой слой отмечен нами у *Crepis tectorum* (Плющ и др., 1986).

Выросты оболочки практически никогда не формируются в яйцеклетке. Исключение составляют виды родов *Plumbago* и *Plumbagella* (Cass, 1972; Cass, Karas, 1974; Russell, Cass, 1988).

Цитоплазма. В яйцевых аппаратах всех типов ультраструктура цитоплазмы яйцеклетки приблизительно одна и та же. В яйцеклетке слабо развиты эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи (такое строение цитоплазмы характерно для всех клеток в слабодифференцированном и недифференцированном яйцевых аппаратах). Особенностью цитоплазмы синергид в отчетливо дифференцированном яйцевом аппарате является значительное развитие ЭР и часто — высокоактивный аппарат Гольджи. Есть синергиды с развитым гранулярным цистерноидным ЭР (*Calanthe vestita, Scilla sibirica, Convallaria majalis* (Плющ, Банникова, 1988; Плющ, 1989в, г)) (табл. II, *1*) и синергиды с развитым агранулярным трубчатым ЭР (*Crepis tectorum, Rudbeckia hirta* (Плющ и др., 1986; Плющ, 1989а)) (табл. II, *2*). Относительно функционального назначения ЭР в синергидах высказываются различные предположения (см. Плющ, 1989а).

Таковы известные в настоящее время данные об ультраструктурной дифференциации яйцевого аппарата и особенностях его тонкого строения по завершении этого процесса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гваладзе Г. Е., Ахалкаци М. Ш. Ультраструктура синергид *Galanthus nivalis* L. до и после оплодотворения // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов: Тез. докл. IX Всесоюзн. совещ. по эмбриологии растений. Кишинев: Штиинца, 1986. С. 9. — *Гвилава М. Н.* Развитие зародышевого мешка у видов семейства *Onagraceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1987. 18 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка // Тр. БИН АН СССР. Сер. VII. 1962. № 5. С. 238—249. — *Кравец Е. А.* Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода *Lilium (Tourn)* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987. 16 с. — *Петрова Т. Ф.* Цитоэмбриология лилейных. М.: Наука, 1977. 213 с. — *Плющ Т. А.* Субмикроскопическая характеристика репродуктивных структур семязачатка *Peperomia blanda (Piperaceae)*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 14 с. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура клеток зародышевого мешка *Lilium regale* и *Lilium candidum (Liliaceae)* до оплодотворения // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 651—657. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Rudbeckia hirta (Asteraceae)* // Бот. журн. 1989а. Т. 74, № 7. С. 932—940. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Ulmus laevis (Ulmaceae)* // Бот. журн. 1989б. Т. 74, № 10. С. 1450—1455. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Allium*-типа у *Scilla sibirica (Liliaceae)* и *Nicotiana rustica (Solanaceae)* // Бот. журн. 1989в. Т. 74, № 11. С. 1598—1602. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Allium*-типа у *Convallaria majalis (Convallariaceal/* Бот. журн. 1989г. Т. 74, № 12. С. 1724—1729. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Tamarix kotschyi* Bunge до и после оплодотворения // Укр. ботан. журн. 1989д. Т. 46, № 1. С. 64—69. — *Плющ Т. А., Банникова В. П.* Ультраструктура зародышевого мешка и зародыша *Calanthe vestita (Orchidaceae)* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1401—1408. — *Плющ Т. А., Банникова В. П.* Ультраструктура зародышевого мешка и оплодотворение у *Adoxa moschatellina (Adoxaceae)* // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 59—65. — *Плющ Т. А., Банникова В. П., Главацкая О. М.* Ультраструктура зародышевого мешка *Crepis tectorum* L. до и после оплодотворения // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 6. С. 15—20. — *Berger C., Erdelska O.* Ultrastructural aspects of the embryo sac of *Jasione montana* L.: cell walls // Caryologia. 1973. Vol. 25. Suppl. P. 109—119. — *Cass D. D.* Occurence and development of a filiform apparatus in the egg of *Plumbago capensis* // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59, N 3. P. 279—283. — *Cass D. D., Karas J.* Ultrastructural organization of the egg of *Plumbago zeylanica* // Protoplasma. 1974. Vol. 81, N 1. P. 49—62. — *Cass D. D., Peteya D. J., Robertson B. L.* Megagametophyte development in *Hordeum vulgare*. 1. Early megagametogenesis and the nature of cell wall formation // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63, N 12. P. 2164—2171. — *Cass D. D., Peteya D. J., Robertson B. L.* Megagametophyte development in *Hordeum vulgare*. 2. Later stages of wall development and morphological aspects of megagametophyte cell differentiation // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64, N 10. P. 2327—2336. — *Cocucci A. E., Jensen W. A.* Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella* // Kurtziana. 1969. Vol. 5. P. 23—38. — *Folsom M. W., Peterson C. M.* Ultrastructural aspects of the mature embryo sac of soybean *Glycine max* (L.) Merr. // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145, N 1. P. 1—10. — *Russell S. D., Cass D. D.* Fertilization in *Plumbagella micrantha* // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75, N 6. P. 778—781. — *Savina G. I., Zhukova G. Ya.* Ultrastructural aspects of the embryo sac development in *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. // Fert. and Embryogenes Ovulated Plants. Proc. 7th Intern. Cytoembr. Symp. High Tatra. Bratislava: VEDA, 1983. P. 207—210. — *Schulz S. R., Jensen W. A.* Capsella embryogenesis: the synergids before and after fertilization // Amer. J. Bot. 1968a. Vol. 155, N 5. P. 541—552. — *Schulz S. R., Jensen W. A.* Capsella embryogenesis: the egg, zygote and young embryo // Amer. J. Bot. 1968b. Vol. 55, N 7. P. 807—819. — *Vassilyev A. E., Lobkov P. A.* Filiform apparatus of synergids: structure and functions // Embryology and seed reproduction. Abstracts XI Intern. symp. Leningrad, 1990. P. 181. — *Wilms H. J.* Ultrastructure of the developing embryo sac of spinach // Acta Bot. Neerl. 1981. Vol. 30, N 1—2. P. 75—99. — *Jensen W. A., Yan H., Yang H.-Y.* The ultrastructure of the embryo sac of sunflower // XI Intern. symposium «Embryology and seed reproduction». Leningrad: Nauka, 1990. P. 66.

Институт клеточной биологии
и генетической инженерии АН УССР
Киев

Получено 14 VIII 1990

SUMMARY

The data on the fine structure of the egg apparatus obtained in eighties are summarized. The process of egg apparatus differentiation and the features of its structure in the formed embryo sac of different plants are discussed.

УДК 581.552
© 1991 г.

А. Е. Катенин

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА УСТУПА РАВНИНЫ К РЕЧНОЙ ДОЛИНЕ НА ЧУКОТСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

A. E. KATENIN. THE STRUCTURE OF PLANT COVER OF THE PLAIN SCARP TO THE RIVER VALLEY IN THE CHUKOTKA PENINSULA

Описан морфологический тип территориальных единиц (ТЕ) растительного покрова (РП) — деклинон, приуроченный к уступам, на которых одна над другой располагаются несколько плоскостей под значительным углом друг к другу, образуя перегибы склона. На плоскостях уступа формируются самостоятельные ТЕ с разными ведущими экологическими факторами. Участки РП, приуроченные к перегибам склона, входят в обе ТЕ, расположенные на плоскостях, прилегающих к перегибу, и соединяют ТЕ плоскостей в единую ТЕ деклинона. ТЕ, относимая к морфологическому типу — деклинону, принадлежит к структурному типу — конфузиону. По узору эта ТЕ сходна с катенами и поясными тесселлятами. От катен она отличается тем, что ее компоненты относятся к разным экологическим рядам, а от тесселлятов — отсутствием в ее пределах повторяющихся компонентов.

Неоднородные территориальные единицы (ТЕ) растительного покрова обладают признаками внутренней и внешней структуры (Катенин, 1988, 1989). Под внутренней структурой ТЕ мы понимаем проявление различной степени экологической согласованности между ее компонентами. Согласованность компонентов ТЕ варьирует от принадлежности их к одному экологическому ряду и расположения их в том же порядке, как в соответствующем ряду (в случае катен), до принадлежности компонентов одной ТЕ к разным экологическим рядам и хаотичного их расположения (в случае конфузионов).

Под внешней структурой (морфологией) ТЕ мы понимаем такие свойства ТЕ и их компонентов, как размер и форма, а также узор ТЕ, зависящий от формы, размера, числа и ориентации компонентов ТЕ.

Морфологический тип ТЕ устанавливается в зависимости от расположения ТЕ на плоских участках земной поверхности, являющихся элементами рельефа (тип плоскостных ТЕ), или на объемных образованиях — формах рельефа. ТЕ, приуроченные к формам рельефа, подразделяются на ТЕ, расположенные на замкнутых формах рельефа (Ефремов, 1949) и названные нами формионами (Катенин, 1988, 1989), и ТЕ, располагающиеся на незамкнутых формах рельефа. Примером вторых являются экспозиционы (Катенин, 1988, 1989), приуроченные к склонам и состоящие из совокупности плоскостей, примыкающих друг к другу боковыми сторонами.

ТЕ плоскостного морфологического типа, приуроченные к горизонтальным и наклонным плоскостям (элементы рельефа), имеют 2 измерения — ширину и длину — и могут характеризоваться также величиной угла наклона. ТЕ объемного морфологического типа приурочены к участкам земной поверхности, представляющим сочетание плоскостей, расположенных под значительным углом друг к другу, или сферическую поверхность значительного радиуса кривизны, — к формам рельефа. Такие участки кроме ширины и длины характеризуются высотой или радиусом кривизны.

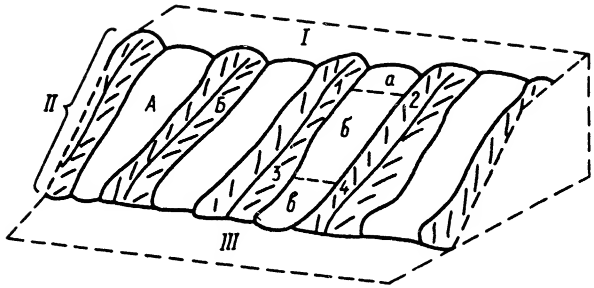


Рис. 1. Схема расчленения уступа равнины к долине реки.

I — равнина, *II* — уступ, *III* — приматериковая часть долины реки. *А* — асимметричный бугор, *Б* — ложбина стока. *а* — верхняя плоскость уступа, *б* — склон уступа, *в* — плоскость подножия уступа. *1—2* — линия положительного перегиба склона, *3—4* — линия отрицательного перегиба склона.

В данной статье описывается внешняя и внутренняя структура нового, ранее не выделявшегося, морфологического типа ТЕ, приуроченного к незамкнутым формам рельефа — асимметричным буграм. Такие бугры являются фрагментами расчлененного уступа и представляют собой совокупность плоскостей, расположенных на одном склоне друг над другом.

В основу статьи положен материал, собранный в 1976 г. Л. И. Салтыковой (для курсовой работы) под руководством А. Е. Катенина.

Район исследования расположен в нижнем течении р. Нэттэвээм, в 10—15 км от берега Ледовитого океана и в 15 км к юго-западу от пос. Энурмино и мыса Сердце Камень. Межгорная равнина шир. 10 км, по которой протекает р. Нэттэвээм, укрыта от воздействия океана с востока и северо-востока хребтом Мэйнынэй выс. 400 м над ур. м., а с запада — более низким (до 200 м) хребтом Ветляквын. Район относится к Крайневосточному округу Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской флористической провинции (Юрцев, 1974). В системе зональности, предложенной В. Д. Александровой (1977), район относится к северной полосе подобласти субарктических тундр тундровой области, а по Б. А. Юрцеву (1973) — к северному приморскому варианту подзоны северных гипоарктических тундр.

Как показали наши исследования, район нижнего течения р. Нэттэвээм имеет растительность, характерную для подзоны южных гипоарктических тундр. В этом районе располагается наиболее северный «остров» ивовых кустарниковых зарослей на востоке Чукотского п-ва. Высокие (1.5—1.8 м) ивняки из *Salix pulchra*[1] встречаются здесь не только в широких ложбинах на склонах хр. Мэйнынэй, но и на пологих склонах хр. Ветляквын. Ивняки до 1 м высоты широко распространены в углублениях на склонах холмов на равнине между хребтами. На шлейфах гор расположены массивы пушицевых кочкарников, разделенные ложбинами стока с осоково-пушицевыми (*Eriophorum polystachion, Carex stans*) моховыми сообществами. На равнине пушицевые кочкарники занимают вершины холмов и валики полигонально-валиковых комплексов. Ивняки из *Salix pulchra* и *S. alaxensis*, разнотравно-злаковые луговые группировки и злаково-разнотравно-кустарничковые тундровые сообщества представлены в долине р. Нэттэвээм.

Для равнинных и горных ландшафтов Арктики характерны формы рельефа, связанные с вечной мерзлотой и неравномерностью распределения снега. В этой статье подробно рассмотрена структура растительного покрова одной из таких широко распространенных в тундровой зоне форм рельефа — расчлененного нивального уступа равнины к долине реки (рис. 1).[2] Равнина, сложенная рыхлыми четвертичными отложениями, разбита на блоки-полигоны сетью морозобойных трещин, содержащих клинья льда. Для расчлененных уступов равнины характерно сочетание ложбин стока, проходящих по трещинам с вытаявшими

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по: Юрцев и др. (1979).

[2] Схематическое изображение такого уступа помещено в статье С. С. Холода (1988).

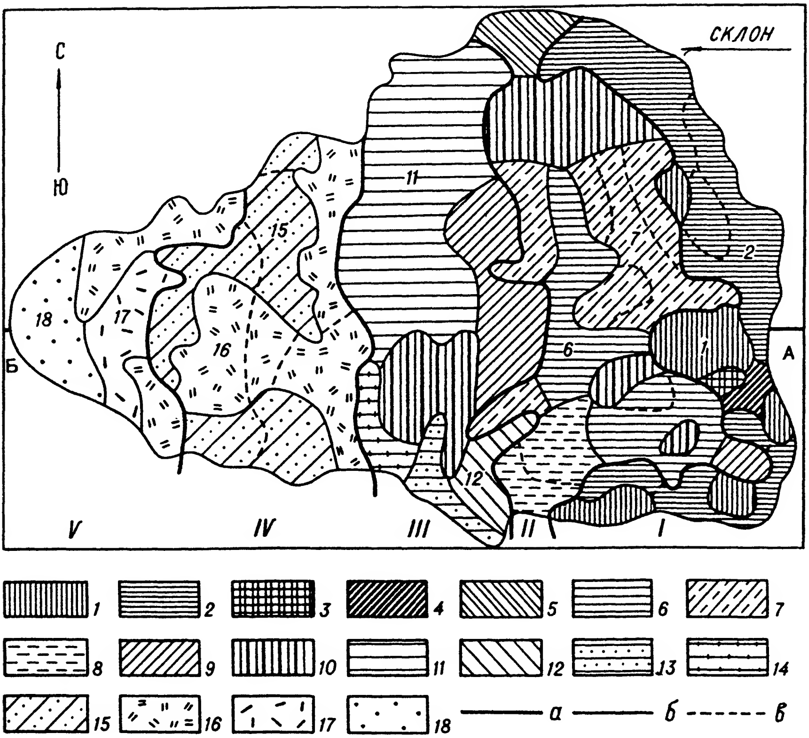


Рис. 2. План растительного покрова асимметричного бугра — части расчлененного уступа. М 1 : 250.

Пояса растительности: *I* — мезохионный, психрофитный; *II* — олигохионный; *III* — макро-мезохионный; *IV* — макрохионный; *V* — макрохионный, гелофитный. Формации: *1* — березковая, *2* — багульниковая, *3* — ивовая, *4* — вейниковая, *5* — арктоусовая, *6* — ивковая (*Salix phlebophylla*), *7* — ивковая (*S. sphenophylla*), *8* — диапензиевая, *9* — брусничная, *10* — лишайниковая, *11* — вороничная, *12* — голубичная, *13* — кассиоповая, *14* — полынная, 15 — ивковая (*S. chamissonis*), *16* — осоковая, *17* — лишайниковая (с *Luzula unalaschkensis*), *18* — печеночниковая (с *Saxifraga foliolosa*). (Номера формаций поставлены только на контурах сообществ, описанных в качестве эталонов). *А—Б* — линия профиля, *а* — границы поясов, *б* — границы формаций, *в* — границы сообществ одной формации.

клиньями льда, и слегка выпуклых участков уступа в виде асимметричных бугров, являющихся оплывшими блоками-полигонами. Растительность таких бугров контрастно выделяется на фоне заболоченных тундровых сообществ равнины, ложбин стока и речной долины.

Исследовался асимметричный бугор — участок уступа, расположенного на правом берегу р. Нэттэвээм, при переходе пологой части шлейфа хр. Мэйнынэй к долине реки. Почти горизонтальную часть шлейфа мы рассматриваем как плакор. В непосредственной близости к уступу, на повышенных участках плакора расположены березковые и багульниковые пушицевые кочкарники, а в пониженных его участках — ивово-осоковые пушицевые кочкарники и осоково-пушицевые моховые заболоченные сообщества. От плакора территория бугра отделена валиком 20—30 см выс. и до 50 см шир. В долине реки у подножия уступа расположена заболоченная приматериковая часть поймы со старичным озером и осоково-сфагновыми болотами. Ложбины, расчленяющие уступ, достигают 10 м шир. и включают большую часть боковых склонов бугров. По границе бугра и ложбины проходит валик, выраженный неодинаково в разных местах. В ложбинах расположены болотные осоково-морошково-сфагновые сообщества с березкой (*Rubus chamaemorus, Carex stans, Betula exilis*).

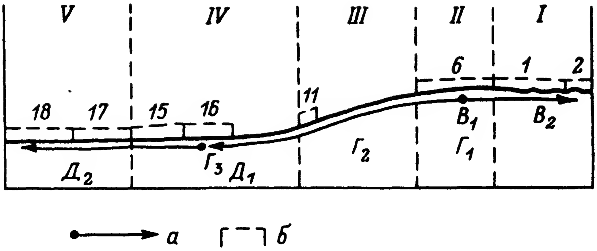


Рис. 3. Профиль через асимметричный бугор по линии *А—Б*. М 1 : 250.

I—V — пояса растительности. *1, 2, 6, 11, 15—18* — номера эталонных растительных сообществ, расположенных на профиле. (Названия поясов и эталонных сообществ даны в подписи к рис. 2). $В_1$, $В_2$ — звенья психрогенной катены; $Г_1$, $Г_2$, $Г_3$ — звенья хионогенной катены; $Д_1$, $Д_2$ — звенья гелогенной катены. *а* — начало экологического ряда и направление усиления ведущего экологического фактора, *б* — места размещения эталонных растительных сообществ.

Обследованный бугор шир. 20 м вытянут вниз по склону на 28 м. Он возвышается над долиной на 4 м и наклонен к ней под максимальным углом 30 °. С позиции геоморфолога Ю. К. Ефремова (1949), асимметричный бугор является незамкнутой формой рельефа, названной им «уступом». Уступ состоит из трех граней (плоскостей) — «крыши», «стенки» и «подножия». В местах контакта этих граней располагаются ребра: верхнее, на месте положительного перегиба склона, — «бровка» и нижнее, на месте отрицательного перегиба склона, — «подошва».

Для изучения структуры растительного покрова бугра был составлен план его растительности, на котором показаны все растительные сообщества (рис. 2), и зарисован профиль бугра по оси *А—Б*, ориентированной вниз по склону (рис. 3). С учетом элементов рельефа бугра и особенностей растительности на его поверхности было выделено 5 растительных поясов. *I* пояс расположен на верхней горизонтальной плоскости, *II* — на положительном перегибе склона, *III* — на круто наклоненной части склона, *IV* — на чашеобразном прогибе склона, *V* — на нижней почти горизонтальной плоскости. *I, III* и *V* пояса растительности размещаются на хорошо выраженных элементах рельефа — плоскостях, в то время как *II* и *IV* — в областях контакта плоскостей. При этом *II* пояс включает часть верхней плоскости и верх склона, а *IV* пояс — низ склона и прилегающую к отрицательному прогибу склона часть подножия.

Пояса включают растительные сообщества со сходными доминирующими и содоминирующими видами, сходным составом напочвенных ярусов, вертикальной и горизонтальной структурой. Ниже по поясам перечислены формации; для каждой формации указано число относящихся к ней ассоциаций и число контуров-фитоценозов, а также общее для пояса число формаций, ассоциаций и контуров.

I пояс (почти горизонтальная бугорковатая поверхность, шир. 2—5 м): березковая (*Betula exilis*) — 2 асс., 5 контуров; багульниковая (*Ledum decumbens*) — 3 асс., 8 контуров; ивовая (*Salix pulchra*) — 1 асс., 1 контур; вейниковая (*Calamagrostis purpurea*) — 1 асс., 1 контур. Всего в *I* поясе: 4 формации, 7 асс., 15 контуров.

II пояс (наклон 10—20°, шир. 3—9 м): арктоусовая (*Arctous alpina*) — 1 асс., 1 контур; ивковая (*Salix phlebophylla*) — 2 асс., 3 контура; ивковая (*Salix sphenophylla*) — 2 асс., 6 контуров; диапензиевая (*Diapensia obovata*) — 2 асс., 2 контура; брусничная (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) — 1 асс., 1 контур; лишайниковая — 3 асс., 4 контура. Всего: 6 формаций, 11 ассоциаций, 17 контуров.

III пояс (наклон 20°, шир. 4—7 м): шикшевая (*Empetrum subholarcticum*) — 1 асс., 1 контур; брусничная — 1 асс., 1 контур; лишайниковая — 1 асс., 1 контур; голубичная (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) — 1 асс., 1 контур;

ТАБЛИЦА 1

Характеристика эталонных растительных сообществ, описанных в пределах поясов на бугре

Вид	Фитохионотип	*I* пояс		*II* пояс		*III* пояс		*IV* пояс		*V* пояс	
		Сообщество									
		березковое	багульниковое	ивковое (*Salix phlebophylla*)	ивковое (*Salix sphenophylla*)	шикшевое	голубичное	ивковое (*Salix chamissonis*)	осоковое	лишайниковое с *Luzula unalaschkensis*	печеночниковое с *Saxifraga foliolosa*
Покрытие растительности, %		100	100	95	100	80	100	90	95	100	90
То же незаросшего субстрата		—	+	5	—	20	—	10	5	—	10
» » камней		—	—	5	—	10	—	+	—	+	+
» » ветоши		30	10	10	10	+	10	40	20	20	10
» » опада		40	10	20	10	—	30	5	5	10	+
Кустарники (покрытие, %)		65	20	—	+	+	5	+	—	—	—
Betula exilis	ХН	65	20	—	—	+	—	+	—	—	—
Salix pulchra	ХН	—	—	—	+	—	5	—	—	—	—
Spiraea stevenii	ХН	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
Кустарнички (покрытие, %)		5	70	40	25	60	40	30	10	—	—
Vaccinium vitis-idaea	ХН	+	30	+	+	5	5	—	+	—	—
V. uliginosum	ГХФИ	—	—	—	—	+	30	—	—	—	—
Diapensia obovata	ГХФО	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—
Ledum decumbens	ХН	5	40	—	+	—	—	—	—	—	—
Cassiope tetragona	ГХФИ	—	—	—	+	+	+	—	+	—	—
Empetrum subholarcticum	ГХФИ	—	—	—	—	45	—	—	+	—	—
Salix phlebophylla	ХФО	—	—	35	—	—	—	—	—	—	—
S. chamissonis	ХФИ	—	—	—	—	—	—	30	—	—	—
S. polaris	ХФИ	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
S. sphenophylla	ГХФО	—	—	—	20	+	+	—	—	—	—
Злаки (покрытие, %)		+	—	+	5	5	5	+	5	+	—
Calamagrostis holmii	ХН	+	—	—	+	+	5	—	—	—	—
C. purpurea	ГХФИ	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Фитохионотип	*I* пояс		*II* пояс		*III* пояс		*IV* пояс		*V* пояс	
		Сообщество									
		березковое	багульниковое	ивковое (*Salix phlebophylla*)	ивковое (*Salix sphenophylla*)	шикшевое	голубичное	ивковое (*Salix chamissonis*)	осоковое	лишайниковое с *Luzula unalaschkensis*	печеночниковое с *Saxifraga foliolosa*
Hierochloë alpina	ГХФО	—	—	+	+	+	+	—	+	—	—
Poa arctica	ХН	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
Festuca altaica	ГХФИ	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—
Trisetum spicatum	ГХФИ	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Осоковидные (покрытие, %)		—	10	— —	5	+	+	25	40	15	10
Carex stans	ХН	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
C. nesophila	ГХФИ	—	—	—	—	—	—	20	40	—	—
C. tripartita	ХФИ	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5
Eriophorum vaginatum	ХН	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
Luzula confusa	ГХФО	—	+	—	5	+	+	—	—	—	—
L. nivalis	ХН	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
L. unalaschkensis	ХФИ	—	—	—	—	—	—	5	—	10	+
L. wahlenbergii	ХН	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Разнотравье (покрытие, %)		+	10	+	5	5	10	+	10	5	5
Polygonum tripterocarpum	ХН	+	10	+	+	—	10	—	—	—	—
P. viviparum	ХН	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—
Rubus chamaemorus	ХН	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Polemonium acutiflorum	ХН	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Lycopodium selago subsp. *arcticum*	ХН	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Artemisia arctica	ГХФИ	—	—	—	+	5	+	+	10	+	—
Gentiana glauca	ГХФИ	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—
Saxifraga foliolosa	ХН	—	—	—	—	—	—	+	—	+	5
Nardosmia frigida	ХН	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Oxyria digyna	ХФИ	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Фито-хионо-тип	*I* пояс		*II* пояс		*III* пояс		*IV* пояс		*V* пояс	
		Сообщество									
		берез-ковое	багуль-нико-вое	ивко-вое (*Salix phlebo-phylla*)	ивко-вое (*Salix spheno-phylla*)	шик-шевое	голу-бичное	ивко-вое (*Salix chamis-sonis*)	осоко-вое	лишай-нико-вое с *Luzula unalasch-kensis*	пече-ночни-ковое с *Saxifraga foliolosa*
Мхи зеленые (покрытие, %)		90	30	5	30	50	15	10	40	10	25
Polytrichum strictum		30	10	—	5	20	10	+	30	5	5
Dicranum sp. sp.		35	20	+	20	20	5	5	10	—	20
Polytrichum hyperboreum		5	—	5	+	+	—	—	—	—	—
Rhacomitrium lanuginosum		—	—	+	5	+	—	—	—	—	—
Drepanocladus uncinatus		+	—	—	—	+	—	+	—	—	—
Sphagnum sp. sp.		+	—	—	—	—	—	5	—	—	5
Печеночники (покрытие, %)		+	—	—	—	+	10	+	—	10	60
Лишайники (покрытие, %)		15	40	60	20	35	20	20	25	40	+
Лишайники кустистые (покрытие, %)		10	15	10	15	25	15	15	15	25	+
Thamnolia vermicularis		+	5	5	+	+	—	+	—	—	—
Cetraria islandica		5	5	+	5	+	10	+	+	—	—
C. delisei		—	—	—	—	+	—	—	—	10	+
Cladonia macroceras		+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
C. uncialis		—	+	—	+	+	—	+	+	—	—
C. coccifera		+	—	+	—	+	+	5	—	+	—
Stereocaulon sp.		—	—	—	5	15	—	—	10	10	+
Лишайники листоватые (покрытие, %)		+	5	5	+	+	+	—	—	—	—
Лишайники накипные (покрытие, %)		—	20	50	5	15	—	5	+	10	—

кассиоповая (*Cassiope tetragona*) — 1 асс., 1 контур; полынная (*Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*) — 1 асс., 1 контур. Всего 6 формаций, 6 ассоциаций, 6 контуров.

IV пояс (наклон 5—15°, шир. 3—8 м): ивковая (*Salix chamissonis*) — 4 асс., 5 контуров; осоковая (*Carex nesophila*) — 5 асс., 5 контуров. Всего 2 формации, 9 ассоциаций, 10 контуров.

V пояс (наклон 5°, шир. 5—8 м): осоковая (*Carex nesophila*) — 2 асс., 2 контура; ивковая (*Salix chamissonis*) — 1 асс., 1 контур; лишайниковая с ожикой (*Luzula unalaschkensis*) — 1 асс., 1 контур; печеночниковая с камнеломкой (*Saxifraga foliolosa*) — 1 асс., 1 контур. Всего: 4 формации, 5 ассоциаций, 5 контуров.

В каждом поясе описано по 2 фитоценоза; их местоположение показано на плане (рис. 2), а сводный список видов приведен в табл. 1. Знаком «+» в табл. 1 обозначено покрытие видов меньше 5 %. Латинские названия мхов приведены по: Абрамова и др., 1961, а лишайников по: Макарова, Катенин, 1979.

Для определения экологической специфики десяти эталонных фитоценозов и характеризуемых ими поясов были использованы сведения об отношении видов Чукотской флоры к фактору заснеженности, приведенные в работах В. Ю. Разживина и С. А. Баландина (Баландин, Разживин, 1980; Разживин, 1983, 1984; Баландин, 1984). Этими авторами изучалась растительность малоснежных (ахионных и олигохионных) и сильно заснеженных (макро- и мегахионных) местообитаний, но не охарактеризованы виды умеренно заснеженных (мезохионных) местообитаний. Поэтому в их статьях мы нашли оценки отношения к фактору заснеженности только для 17 из 37 видов сосудистых растений, отмеченных в описанных на бугре эталонных сообществах. Остальные 20 видов были условно отнесены нами к группе хиононейтралов.[3]

Мы принимаем предложенную Разживиным и Баландиным систему типов растений по отношению к фактору заснеженности с дополнением группы растений средних по заснеженности местообитаний и предлагаем назвать ее системой фитохионотипов. В общем виде она выглядит так: растения очень сильно заснеженных местообитаний — хионофилы (ХФИ), сильно заснеженных местообитаний — гемихионофилы (ГХФИ), умеренно заснеженных местообитаний — хиононейтралы (ХН), растения малоснежных местообитаний — гемихионофобы (ГХФО) и растения бесснежных местообитаний — хионофобы (ХФО). Используя эту систему, отражающую отношение растений только к одному фактору, мы оценили видовой состав сосудистых растений десяти эталонных сообществ (табл. 2) и на основании этого судим об экологической специфике пяти поясов, выделенных на бугре. Местообитание *I* пояса мы называем мезохионным, *II* — олигохионным, *III* — макро-мезохионным, *IV* и *V* поясов — макрохионными.

Пояса со *II* по *IV* составляют хионогенную фитокатену и выступают в качестве ее звеньев (рис. 3). Ведущим в катене является фактор заснеженности, возрастающий сверху вниз по склону от *II* к *IV* поясу. Для *II* пояса (начальное звено катены) характерны минимальная заснеженность зимой, хороший дренаж, высокая температура воздуха и почвы, максимальное протаивание мерзлоты летом, а также раннее начало вегетации растений. Для *III* пояса характерны умеренная заснеженность, ранний сход снега, хороший дренаж, глубокое протаивание мерзлоты и высокие температуры воздуха и почвы. Для *IV* пояса (последнее звено катены) характерны сильная заснеженность, сокращение продолжительности вегетационного периода, значительное, но без заболачивания, увлажнение почвы.

Перечень формаций, приведенный выше, а также данные табл. 1, 2 характеризуют растительность каждого звена этой катены. Растительные сообщества каждого звена принадлежат к одной ступени хионогенного экологического ряда (Катенин, Резванова, 1991). Сообщества *II* пояса относятся к олигохионной ступени экологического ряда. В них доминируют хионофобные и гемихионофоб-

---

[3] Это название применено к видам, находящимся по отношению к заснеженности между гемихионофильными и гемихионофобными видами и не принадлежащим ни к категории «филов», ни к категории «фобов», т. е. занимающим нейтральное положение.

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов сосудистых растений эталонных сообществ по фитохионотипам

Сообщество	Фитохионотип				
	хионофилы	гемихионофилы	хиононейтралы	гемихионофобы	хионофобы
I пояс					
Березковое			4 (1)	1	
Багульниковое			6 (2)	2	
Оба сообщества вместе			7 (3)	2	
II пояс					
Ивковое (*Salix phlebophylla*)			2	3	1 (1)
Ивковое (*S. sphenophylla*)		2	8	5 (1)	
Оба сообщества вместе		2	10	5 (1)	1 (1)
III пояс					
Шикшевое		6 (1)	4	4	
Голубичное		3 (1)	4	5	
Оба сообщества вместе		6 (2)	6	5	
IV пояс					
Ивковое (*S. chamissonis*)	2 (1)	3	5		
Осоковое	2	5 (1)	1	1	
Оба сообщества вместе	4 (1)	6 (1)	6	1	
V пояс					
Лишайниковое	3 (1)	4	1		
Печеночниковое	3 (1)		3 (1)		
Оба сообщества вместе	3 (2)	4	3 (1)		

Примечание. Приводится общее число видов в сообществе; в скобках — число видов-доминантов.

ные виды кустарничков и лишайников. По количеству контуров и суммарной их площади преобладают сообщества двух видов ивок — *Salix phlebophylla, S. sphenophylla.*

Растительность *III* пояса относится к макро-мезохионной ступени. Для нее характерны фитоценозы хиононейтральных и гемихионофильных видов кустарничков и разнотравья. Наибольшую площадь в этом поясе занимает шикшевое сообщество.

Растительные сообщества *IV* пояса относятся к макрохионной ступени экологического ряда. В них доминируют хионофильная ивка (*S. chamissonis*) и гемихионофильная осока (*Carex nesophila*). Формации этих двух видов представлены здесь большим количеством ассоциаций и контуров.

Характерно, что в хионогенных катенах на Чукотском п-ве непосредственно после олигохионной ступени следует не мезохионная, как можно ожидать, а макро-мезохионная ступень (Катенин, Резванова, 1991). В растительном покрове этой ступени (*III* пояс) господствуют как гемихионофильные, так и хиононейтральные виды. Однако последние отличаются от хиононейтральных видов из растительных сообществ равнинных местообитаний отношением к температуре воздуха и почвы, а также к дренированности субстрата. Для места контакта *II* и *III* поясов, соответствующих олигохионной и макро-мезохионной ступеням хионогенного экологического ряда, характерен неустойчивый снежный режим, резко меняющийся в разные по количеству снега годы. Отсутствие растений, способных переносить такие экологические условия, и малая ширина этой контактной полосы, по-видимому, являются причинами невыраженности пояса, соответствующего мезохионной ступени в этой катене и в других аналогичных местах на Чукотке.

Пояса *I* и *V* в хионогенную катену не входят, так как они не образуют с остальными поясами единой последовательности с однонаправленным изменением хионофитности их растительных сообществ. Однако с участием *I* и *V* поясов можно наметить две малочленные катены по другим экологическим факторам. Одна катена, включающая *I* и *II* пояса, имеет ведущими факторами увлажнение и тепло — это экологический ряд психрофилизации и психрогенная катена. Она начинается во *II* поясе и направлена к *I* поясу, в сторону тундрового плакора (рис. 3). Эта катена обрывается на границе бугра и плакора из-за резко выраженного геоморфологического и экологического рубежа — торфяно-минерального валика. Для начального звена этой катены (*II* пояс), расположенного на бровке уступа, характерны минимальное количество снега зимой, максимальная температура воздуха и почвы летом, максимальное протаивание мерзлоты и хороший дренаж. Для второго звена (*I* пояс) на почти горизонтальной плоскости характерны большая заснеженность, более низкие температуры воздуха и почвы летом, меньшая глубина залегания мерзлоты, большая сила и застойность увлажнения. Различия экотопов этих поясов-звеньев находят отражение в их растительности. Во *II* поясе распространены сообщества стелющихся кустарничков с лишайниковым или лишайниково-моховым покровом, а в бугорковатых сообществах *I* пояса доминируют более высокие кустарнички и кустарники, а также зеленые мхи в напочвенном покрове (табл. 1).

В нижней части склона и у его подножия (*IV* и *V* пояса) формируется экологический ряд заболачивания и гелогенная катена. Начинающаяся в *IV* поясе и направленная к *V* в сторону пойменного болота, она состоит из двух звеньев-поясов, так как между подножием бугра и поймой реки нет постепенного геоморфологического и экологического перехода. Для *IV* пояса характерны сильные заснеженность и увлажнение. В пределах *V* пояса заснеженность примерно той же силы, что и в *IV*, но увлажнение более сильное и застойное. В результате этого ивковые и осоковые сообщества *IV* пояса, в которых ярус трав и кустарничков имеет покрытие 60 %, а ярус споровых — 35—60 %, сменяется в *V* поясе травяно-лишайниковыми и травяно-печеночниковыми сообществами с покрытием травяного яруса 15—20 %, а споровых растений — 60—90% (табл. 1). Различаются эти пояса и хионофильностью доминирующих видов: в *IV* поясе доминанты относятся к гемихионофилам и хионофилам, а доминанты сообществ *V* пояса — к хионофилам и хиононейтралам (табл. 2).

Мы рассмотрели отношение видов сообществ этих поясов только к фактору заснеженности, так как для оценки их отношения к фактору заболоченности и теплу у нас нет столь обоснованных данных. Можно лишь указать, что только в фитоценозах *V* пояса присутствует несколько болотных видов (*Carex stans, Luzula wahlenbergii*), отсутствующих в сообществах *IV* пояса.

Таким образом, в пределах ТЕ растительного покрова, приуроченной к незамкнутой форме рельефа — асимметричному бугру на расчлененном уступе, присутствуют 3 катены — хионогенная, психрогенная и гелогенная. Наиболее хорошо выражена хионогенная катена, представленная тремя звеньями ($Г_1$, $Г_2$, $Г_3$). Психрогенная и гелогенная катены имеют по 2 звена — $В_1$, $В_2$ и $Д_1$, $Д_2$, соответственно (рис. 3). Начальные звенья хионогенной и психрогенной катен совпадают и приходятся на *II* пояс, занимающий на склоне зону контакта двух плоскостей в месте положительного перегиба склона. Начальное звено гелогенной катены совпадает с последним звеном хионогенной катены в *IV* поясе, который тоже занимает зону контакта двух плоскостей в месте отрицательного перегиба склона. В результате 3 катены, расположенные последовательно друг над другом на одном склоне и занимающие на нем плоскости с различными углами наклона, оказываются не изолированными, а соединенными попарно в одну ТЕ. Плоскости, слагающие эту форму рельефа, имеют одинаковую ориентацию, но различаются углами наклона, поэтому мы назвали морфологический тип ТЕ, приуроченный к такой форме рельефа, деклиноном (от лат. declinatus — наклоненный).

В нашем случае в пределах одного деклинона выражено 2 перегиба склона (один — положительный, другой — отрицательный) и 2 контактных зоны, соединяющих 3 плоскости. Возможны деклиноны с одним перегибом склона и одной контактной зоной между двумя плоскостями, а также деклиноны более чем с двумя перегибами склона. Кроме того, могут быть деклиноны только с положительными или только с отрицательными перегибами склонов.

Все компоненты данного деклинона являются катенами. В других ситуациях компонентами деклинонов могут быть однородные и неоднородные ТЕ различных структурных типов. Для слабо наклоненных плоскостей над склоном уступа и у его подножия наиболее характерны тесселяты, а для склонов уступов — катены.

Во всех катенах, входящих в данный деклинон, звенья-пояса представлены не одним сообществом, а мозаикой мелких контуров-фитоценозов нескольких ассоциаций (рис. 2). Такая структура поясов является примером упоминаемого в литературе «мозаично-поясного» сложения катен (Гуричева, 1965; Грибова, Исаченко, 1972). Каждое звено такой катены является ТЕ 1-го уровня сложности типа пертурбата, так как ее компоненты принадлежат к одному экологическому ряду и расположены хаотично. Поэтому все катены, входящие в деклинон, являются ТЕ 2-го уровня сложности.

При отнесении ТЕ асимметричного бугра к структурному типу необходимо учитывать, что ее компонентами являются 3 катены 2-го уровня сложности, каждая со своим ведущим экологическим фактором. В связи с этим, а также из-за отсутствия повторяемости компонентов в пределах ТЕ бугра ее можно отнести к конфузиону 3-го уровня сложности.

ТЕ, приуроченная к асимметричному бугру на уступе к долине реки, была отнесена нами (Катенин, 1988 : 194) «к особому подтипу пертурбатов, названному формионом». Позже мы (Катенин, 1989) полагали, что формионы и экспозиционы (морфологические типы ТЕ, относящиеся вместе с деклиноном к одной морфологической категории), могут соответствовать двум структурным типам — пертурбатам и конфузионам. Детальное рассмотрение растительного покрова асимметричного бугра позволило описать новую морфологическую единицу ТЕ — деклинон и конкретизировать соответствующий ему структурный тип ТЕ — конфузион.

Весь расчлененный уступ равнины к долине реки можно рассматривать как ТЕ 4-го уровня сложности типа альтерната, так как компоненты этой ТЕ — асимметричные бугры и ложбины — расположены упорядоченно, но имеют различные ведущие экологические факторы: увлажнение — в ложбинах и заснеженность — на буграх.

Деклинон на асимметричном бугре представлен малочленным поясным конфузионом (Катенин, 1988, 1989). В нем 5 поясов, объединенный в 3 компонента-катены, тоже имеющие вид поясов. Все они пересекают контур ТЕ от одного края до другого без выклинивания (рис. 3). В таком конфузионе выражена только одна ось неоднородности, ориентированная сверху вниз по склону, перпендикулярно поясам.

Из-за поясного узора конфузион, расположенный на асимметричном бугре, внешне похож на катену. Однако в катене на всем ее протяжении действует единый ведущий экологический фактор, проявляющийся различно в разных ее частях. Этот фактор в катене является вектором, т. е. можно указать точку начала его действия в пределах конкретной катены, полюса максимального и минимального его проявления и направление его количественного изменения. В конфузионе на асимметричном бугре нет единого ведущего экологического фактора. Каждая из трех катен, выступающая в качестве его компонентов, имеет свой ведущий экологический фактор со своей начальной точкой и направлением изменения этого фактора (рис. 3). Векторы ведущих экологических факторов трех катен — компонентов конфузиона-деклинона — направлены параллельно оси неоднородностей всей ТЕ асимметричного бугра.

Конфузион-деклинон похож сложением также и на поясной тесселлят (Катенин, 1988, 1989). В отличие от последнего в конфузионе нет регулярно повторяющихся сходных по растительности полос — компонентов. Все полосы имеют различную растительность.

Однако основное отличие конфузиона-деклинона от катен и тесселлятов заключается в том, что он приурочен к сочетанию плоскостей (к незамкнутой форме рельефа), а они всегда — к плоскостям (формам рельефа).

Деклинон, как один из морфологических типов ТЕ, может располагаться на незамкнутых формах рельефа разного размера. От этого зависит структурный тип ТЕ, соответствующей деклинону, и ее уровень сложности. Наименьшей формой рельефа, на которой может размещаться деклинон, является небольшая солифлюкционная терраса, вытянутая поперек склона на 3—8 м и вниз по склону на 1—3 м, с полого наклоненной плоскостью и крутым уступом до 1 м выс. На плоскости и на уступе располагается по одному сообществу. Эти 2 сообщества образуют деклинон наименьшей сложности. Если сообщества относятся к различным экологическим рядам, то такая ТЕ будет конфузионом. Сообщества могут принадлежать к одному экологическому ряду, тогда деклинон будет катеной или пертурбатом.

На солифлюкционных террасах, протянувшихся на десятки метров поперек склона, образуются более сложные деклиноны. В одном из вариантов такого деклинона к плоскости может быть приурочен однородный фитоценоз, а к склону и подножию — катены. Возможны также деклиноны, у которых на верхней пологой плоскости находится сетчатый бугорковатый тесселлят, а на нивальном подножии склона уступа — стриальный тесселлят из вытянутых вниз по склону гривок и ложбин. Эти 2 варианта деклинонов, так же как и описанный в статье деклинон на асимметричном бугре, относятся к структурному типу конфузионов.

Еще более сложные деклиноны отмечены нами на склонах горы Наунэсон (выс. 300 м над ур. м.) в среднем течении р. Амгуэмы на Чукотском п-ве (Катенин, 1974). Здесь 3 самостоятельных деклинона располагаются на склонах южной, западной и северной экспозиций. В геоморфологическом отношении каждый деклинон включает в себя две плоскости (склон горы и шлейф) и отрицательный перегиб в месте контакта склона горы со шлейфом. На картосхеме растительности ключевого участка (Катенин, 1974 : 1590, рис. 2) эти 3 деклинона показаны сочетаниями контуров: *4а* и *5а*, *4б* и *5б*, *4в* и *5в*, где буквами обозначены 3 варианта деклинонов, цифрой *4* — компонент деклинона, приуроченный к склону горы, а цифрой *5* — компонент, расположенный на шлейфе. В этих деклинонах неоднородность растительного покрова проявляется в виде трех поясов, вытянутых поперек контура ТЕ. Верхний широкий пояс приурочен к склону горы. В пределах этого пояса, являющегося сложной катеной, вниз по склону увеличивается заснеженность и влажность почвы. В нижнем широком поясе, расположенном на шлейфе, также являющемся сложной катеной, ведущим экологическим фактором является заболоченность, увеличивающаяся вниз по склону. В том же направлении одновременно уменьшается заснеженность и глубина оттаивания мерзлоты. В месте отрицательного перегиба склона располагается узкий контактный пояс хионофитной растительности, входящей в состав катены склона горы в качестве ее нижнего звена и в состав катены шлейфа как ее верхнее звено. Весь деклинон на склоне горы можно отнести к структурному типу ТЕ — конфузиону, имеющему высокий уровень сложности.

Из этого обзора видно, что ТЕ типа деклинона могут соответствовать комбинациям трех рангов: микро-, мезо- и макрокомбинациям (Грибова, Исаченко, 1972). Мы рассмотрели строение растительного покрова деклинона—мезокомбинации, приуроченного к элементу расчлененного уступа. Заслуживают подробного изучения также деклиноны—микрокомбинации на солифлюкционных террасах и деклиноны—макрокомбинации, занимающие части склонов изолированных гор—сопок или горных хребтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Баландин С. А.* Сухие щебнистые горные тундры Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с. — *Баландин С. А., Разживин В. Ю.* Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1719—1733. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника, вып. IV. Л.: Наука, 1972. С. 137—330. — *Гуричева Н. П.* О растительности природниковых луговин // Биология и экология растений Целинных районов Казахстана. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1965. Вып. 17. С. 200—218. — *Ефремов Ю. К.* Опыт морфологической классификации элементов и простых форм рельефа // Вопросы географии. 1949. Сб. 11. С. 109—136. — *Катенин А. Е.* Геоботанические исследования на Чукотке I. Растительность среднего течения р. Амгуэмы // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 11. С. 1583—1595. — *Катенин А. Е.* Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 186—197. — *Катенин А. Е.* Разнообразие формы и геометрической структуры (узора) территориальных единиц растительного покрова тундровой зоны // Крупномасштабное картографирование растительности: Тез. докл. Л., 1989. С. 16—19. — *Катенин А. Е., Резванова Г. С.* Типы хионогенных фитокатен в растительном покрове нижнего пояса гор Чукотского полуострова // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 2. С. 195—204. — *Макарова И. И., Катенин А. Е.* Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения р. Амгуэмы // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1443—1451. — *Разживин В. Ю.* Нивальная растительность Чукотской тундры (эколого-ботаническая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с. — *Разживин В. Ю.* Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской тундры // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 8. С. 1001—1010. — *Холод С. С.* Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование 1988. Л.: Наука, 1988. С. 28—38. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 111—112; вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 22 I 1991

SUMMARY

The description of a «declinon» — a morphological type of territorial units of the vegetational cover is given. This type is locally common on the scarps of the slopes in the tundra regions. On such slopes, where several planes are located one over another under the considerable angle, one or moreover breaks of the slope are formed. The independent territorial units with the different leading ecological factors are formed at different planes of the scarp. The plot of the vegetation cover, confined to the break of a slope belongs to both territorial units of the planes adjacent to the break of the slope. Thus, it connects the territorial units of the planes into united territorial unit of the declinon.

The territorial unit, that is related to the morphological type of a declinon, belongs to the structural type of a «confusion». In some features this territorial unit is similar to catenas and belt tessellats. Unlike catenas its components are refered to different ecological series, and unlike tessellats there are no repeating components within it.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.893
© 1991 г.

В. М. Виноградова

СЕКРЕТОРНЫЕ ВМЕСТИЛИЩА НА ЛЕПЕСТКАХ ЦВЕТКОВ – НОВЫЙ ДИАГНОСТИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК В СЕМЕЙСТВЕ ЗОНТИЧНЫХ

V. M. VINOGRADOVA. THE SECRETORY CONCEPTACLES ON THE FLOWER PETALES BEING A NEW DIAGNOSTIC FEATURE IN THE FAMILY *UMBELLIFERAE*

На примере замещающих видов зонтичных доказано, что секреторная система лепестков цветков может быть единственным постоянным признаком при распознавании видов.

Основными диагностическими признаками в семействе зонтичных являются карпологические. Морфолого-анатомические особенности плодов чаще всего принимаются во внимание для распознавания видов и родов (Hoffman, 1816; Calestani, 1905; Козо-Полянский, 1916; Тамамшян, 1945; Первухина, 1947; Klan, 1947, и др.). Строение лепестков венчика при этом учитывается редко, так как бытует мнение, что лепестки зонтичных представлены необычайно консервативными структурами; в то же время в диагностических ключах обычно приводится размер лепестков, форма, цвет, наличие или отсутствие опушения.

В. Н. Тихомиров (1977), изучавший морфологию лепестков зонтичных флоры европейской части СССР, отмечает, что «сведения о строении венчика зонтичных, используемые в систематике, скудны и фрагментарны» (с. 9). В то же время им установлено, что для каждого вида постоянны расположение секреторных канальцев и качественные особенности секреторной системы лепестка. В свое время мы также пришли к аналогичному выводу, изучая лепестки некоторых видов зонтичных.

При сравнении близких по морфологическому облику видов зонтичных, у которых плоды отличаются только размерами, а внешнее и внутреннее строение у них совершенно сходное, мы неоднократно обращали внимание на лепестки цветков. Как правило, в центре лепестка цветка зонтичных по его средней линии проходит узкий, окрашенный в разные оттенки желтого цвета, септированный секреторный каналец, который хорошо виден с помощью лупы на абаксиальной стороне лепестка. При монографическом изучении переднеазиатского рода *Grammosciadium* DC. (Тамамшян, Виноградова, 1967, 1969) мы не могли найти устойчивых отличий между двумя близкородственными видами *G. daucoides* DC. и *G. scabridum* Boiss. Виды эти имеют весьма сходный морфологический облик, а плоды их отличаются только размерами (см. таблицу-вклейку). Не обнаружив существенных различий между этими видами, английский ботаник C. Townsend (1966) объединил их. При внимательном рассмотрении лепестков этих видов под бинокуляром мы увидели, что в центре лепестка у вида *G. daucoides* постоянно присутствует округлое септированное секреторное вместилище, внешне напоминающее железку желтого цвета, а в центре лепестка *G. scabridum* по его длине проходит узкий септированный секреторный каналец (рис. 1; см. таблицу-вклейку). Этот признак различия в строении секреторной системы лепестков у двух видов одного рода оказался постоянным, что было подтверждено просмотром имеющегося гербарного ма-

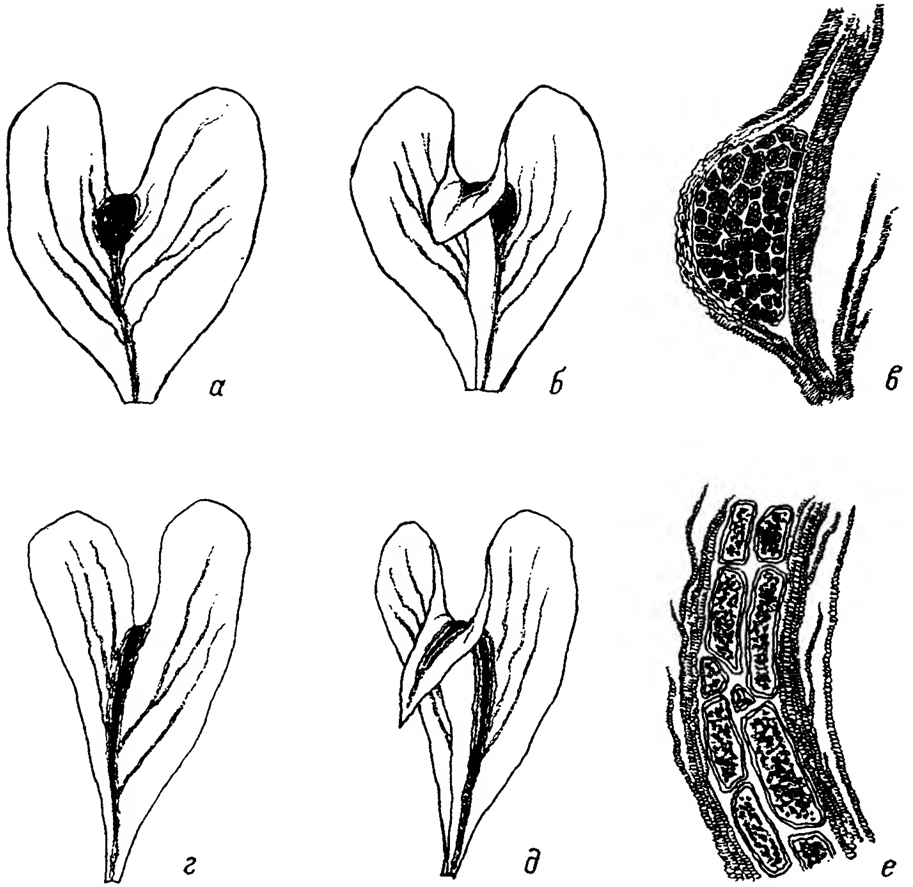


Рис. 1. Секреторные вместилища на лепестках *Grammosciadium daucoides* (*а—в*) и *G. scabridum* (*г—е*).
а, г — наружная сторона лепестка; *б, д* — внутренняя сторона лепестка; *в, е* — продольный срез через секреторное вместилище, × 50.

териала; он был единственным признаком, который помог нам разделить эти замещающие виды и составить их ареалы (Виноградова, 1970).

Округлое секреторное вместилище темно-желтого цвета, подобное тому, что замечено нами на лепестках *G. daucoides*, мы случайно обнаружили и на лепестках средиземноморского вида *Ammoides pusilla* (Bret.) Breistr. при определении растения. На этом же растении на концах только двух из шести листочков оберточки, имеющихся при зонтичке, мы увидели такое же, но более крупное секреторное вместилище, при этом каждая оберточка была вздута в виде бульбы (рис. 2, *а*, *г*).

Центральноазиатские виды рода *Aegopodium* L. — *A. alpestre* Ledeb. и *A. tadshicorum* Schischk. — различаются только по величине плодов. Попытка определить виды в цветущем состоянии на основании строения корневищ и морфологии листьев к положительным результатам не привела (Пименов, 1981). Только после того, как мы рассмотрели лепестки цветков этих видов (Виноградова, 1988а), обнаружили, что у вида *A. alpestre* в центре лепестка проходит один узкий секреторный каналец, в то время как на лепестках цветков *A. tadshicorum* этих канальцев несколько (до 10), причем некоторые

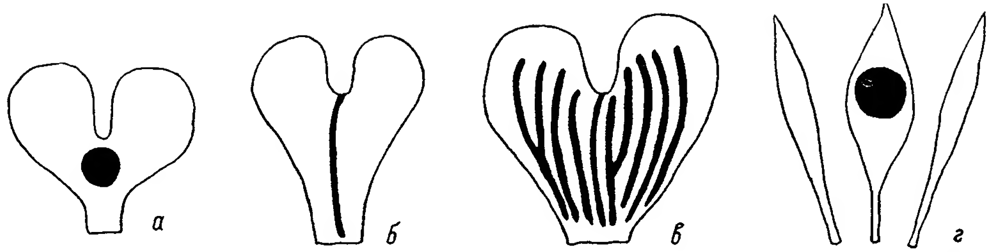


Рис. 2. Схемы расположения секреторных вместилищ на лепестках *Ammoides pusilla* (*а*), *Aegopodium alpestre* (*б*), *A. tadshicorum* (*в*) и на листочках оберточек *Ammoides pusilla* (*г*).

из них ветвятся (рис. 2, *б, в*). На основании этого четкого таксономического признака было легко составить ареалы этих замещающих видов.

Секреторные вместилища на лепестках зонтичных, содержащие пахучие эфирные масла, по-видимому, служат для привлечения насекомых, т. е. являются аттрактантами (Фегри, Пэйл, 1982). По терминологии S. Vogel (1969) специальные органы цветка, секретирующие масла, носят название «элайофоры». Такие органы встречаются у представителей различных семейств высших растений. Элайофоры на лепестках цветков зонтичных имеют форму округлых или удлиненных септированных секреторных вместилищ.

Как известно, в плодах большинства зонтичных имеются подобные же секреторные вместилища, которые называются канальцами. По классификации терпеноидсодержащих вместилищ, предложенной Г. А. Денисовой (1975), эти канальцы следует отнести к типу схизогенных эндогенных вместилищ с внеклеточным накоплением секрета, к форме эндогенной схизогенной полости, представляющей собой замкнутый с обоих концов мешок, наполненный секретом.

Секреторные канальцы плодов зонтичных нередко служат хорошим таксономическим критерием при определении видов, так как число их в большинстве случаев бывает постоянным. Что касается формы и количества секреторных вместилищ на лепестках зонтичных, то они, как мы убедились, в ряде случаев являются также постоянными признаками для вида и могут служить еще одним хорошим диагностическим критерием для распознавания видов (Виноградова, 1988б). Несмотря на то что наши наблюдения над особенностями секреторной системы лепестков зонтичных пока малочисленны и случайны, они дают повод для дальнейших поисков и размышлений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. *Grammosciadium* DC. — эндемичный переднеазиатский род (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1970. Т. 50, № 1. С. 54—60. — *Виноградова В. М.* О роде *Aegopodium* L. (*Apiaceae*) в Центральной Азии // Нов. сист. высш. раст. М.; Л.: Наука, 1988а. Т. 25. С. 116—122. — *Виноградова В. М.* Форма секреторных вместилищ на лепестках цветков — новый диагностический признак в систематике семейства зонтичных // Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата, 1988б. С. 14. — *Денисова Г. А.* Опыт классификации терпеноидсодержащих вместилищ растений // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 12. С. 1698—1706. — *Козо-Полянский Б. М.* О некоторых основаниях для диагностики *Umbelliferae* // Вестн. русск. флоры. Юрьев, 1916. Т. 2, № 8. С. 1—12. — *Первухина Н. В.* Морфолого-анатомический анализ плода зонтичных в применении к их систематике: Дис. ... канд биол. наук. Л., 1947. 95 с. — *Пименов М. Г.* Род *Aegopodium* L. в Средней Азии // Биол. науки. 1981. № 8. С. 66—69. — *Тамамшян С. Г.* О ценности некоторых диагностических признаков в семействе зонтичных // Сов. ботаника. 1945. Т. 13, № 4. С. 3—12. — *Тамамшян С. Г., Виноградова В. М.* К. Таунсенд. Заметки по зонтичным Ирака. 1964, 1966 // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 2. С. 280—281. — *Тамамшян С. Г., Виноградова В. М.* К систематике рода *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1197—1212. — *Тихомиров В. Н.* Происхождение, эволюция и система семейства зонтичных (*Umbelliferae*

Juss. — *Apiaceae* Lindl.) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1977. 39 с. — *Фегри К., Пэйл Л. ван дер.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с. — *Calestani V.* Contributio alla systematica della Ombellifere d'Europa // Webbia. T. 1. Firenze, 1905. 212 p. — *Hoffmann G. F.* Plantarum Umbelliferarum genera. Mosquae, 1816. Vol. 1. P. 1—11. 222 p. — *Klan Z.* Srovnivaci anatimie plodu rostlin ocolicnatych oblasti ceskoslovenske. Praze, 1947. 210 p. — *Townsend C. C.* Notes on the Umbelliferae of Iraq: III // Kew Bull. 1966. Vol. 20, N 1. P. 77—85. — *Vogel S.* Flowers offering fatty oil instead of nectar // Abstr. XI Int. Bot. Congress. Seattle, 1969. P. 229.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 27 III 1991

УДК 581.32 : 582.671.1

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

И. И. Шамров, А. Н. Винтер

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *NYMPHAEA* И *VICTORIA* (*NYMPHAEACEAE*)

I. I. SHAMROV, A. N. WINTER. THE OVULE DEVELOPMENT IN REPRESENTATIVES OF THE GENERA *NYMPHAEA* AND *VICTORIA* (*NYMPHAEACEAE*)

Прослежен генезис бугорка семяпочки у *Nymphaea gigantea.* Установлено, что хотя периклинальные деления, приводящие к возникновению бугорка, происходят в субэпидермальном слое плаценты, бугорок к началу дифференциации структур семяпочки является 3-зонным. Интегументы имеют эпидермальное происхождение, а гипостаза формируется на уровне инициации внутреннего интегумента и располагается затем в основании нуцеллуса. Семяпочки *Nymphaea alba, N. gigantea* и *Victoria amazonica* висячие, анатропные, с двумя интегументами, крассинуцеллятные со своеобразной эпистазой, имеющей характерные утолщения клеточных стенок, и 2—3-слойной париетальной тканью, разрушающейся до оплодотворения. Гипостаза перед оплодотворением представлена клетками с лигнифицированными оболочками. У всех видов формируется фуникулярный обтуратор, трансформирующийся в процессе развития семени в ариллус. У *V. amazonica* отмечен также интегументальный обтуратор.

Представители сем. *Nymphaeaceae* (в понимании А. Л. Тахтаджяна, 1987) неоднократно исследовались разными авторами в связи с дискуссионностью их систематического положения. Однако эмбриология этих растений изучена крайне слабо. Так, из 32 видов *Nymphaea*, основного рода семейства, в эмбриологическом отношении фрагментарно исследованы лишь 5 (Cook, 1902, 1906, 1909; Conard, 1905; Seaton, 1908; Вальцева, Савич, 1965; Khanna, 1967).

Материал и методика исследования

Объектом исследования явились *Nymphaea alba* L., *N. gigantea* Hook. и *Victoria amazonica* (Poëpp.) Sowerby.

Сбор материала по *Nymphaea alba* производили в июле — начале августа 1985—1986 гг. в плавнях Каховского водохранилища (Запорожская обл.), где этот вид цветет с конца мая до конца сентября. Материал по *N. gigantea* и *Victoria amazonica* собирали в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (г. Ленинград) в 1984—1986 гг. Указанные виды здесь регулярно цветут с конца июня до конца сентября.

Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике. Толщина срезов составляла 8—12 мкм. Препараты окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену, генцианвиолетом по Ньютону и гематоксилином по Гейденгайну. Для подкраски использовали алциановый синий, гематоксилин по Эрлиху, оранж «Ж» в гвоздичном масле и эозин.

Результаты исследования

Гинецей и плацентация. Гинецей у изученных видов синкарпный, без ясно выраженного столбика. У *Nymphaea alba* и *N. gigantea* завязь полунижняя. Гинецей у них состоит из 15—30 плодолистиков, которые располагаются радиально вокруг центрального отростка цветоложа в тесно сжатой спирали. Наружная поверхность дистальной части плодолистиков преобразуется в рыльцевую (рис. 1, *1*, *2*). Каждый плодолистик по периферии рыльцевого диска образует отросток или гребень. Рыльцевые гребни не срастаются между собой и лучше выражены у *N. alba* (рис. 1, *1*). У *N. gigantea* гнезда завязи простираются в эти гребни (рис. 1, *2*). У *Victoria amazonica* в отличие от кувшинок завязь нижняя. Гинецей образован 25—40 плодолистиками (их число соответствует числу гнезд завязи), лучеобразно располагающихся в едином круге вокруг основания центрального отростка цветоложа. Дорсальные части плодолистиков конгенитально срастаются с цветоложем, а вентральные образуют наклонную чашеобразную поверхность диам. 7—10 см, которая становится рыльцевой. По периферии рыльцевой поверхности дистальные участки плодолистиков преобразованы в мощные гребни (рис. 1, *3*).

Семяпочки многочисленные, развиваются по всей поверхности гнезда, за исключением вентрального шва. Плацентация ламинальная или поверхностная согласно классификации А. Л. Тахтаджяна (1948).

Формирование бугорка семяпочки. Ранние стадии развития семяпочки наиболее подробно изучены у *Nymphaea gigantea.* Инициация бугорка семяпочки начинается с периклинальных делений нескольких клеток субэпидермы плаценты (рис. 2, *1*). Возникающие при этом наружные производные клетки дифференцируются в субэпидерму бугорка, основной рост которого происходит за счет периклинальных делений внутренних производных клеток и

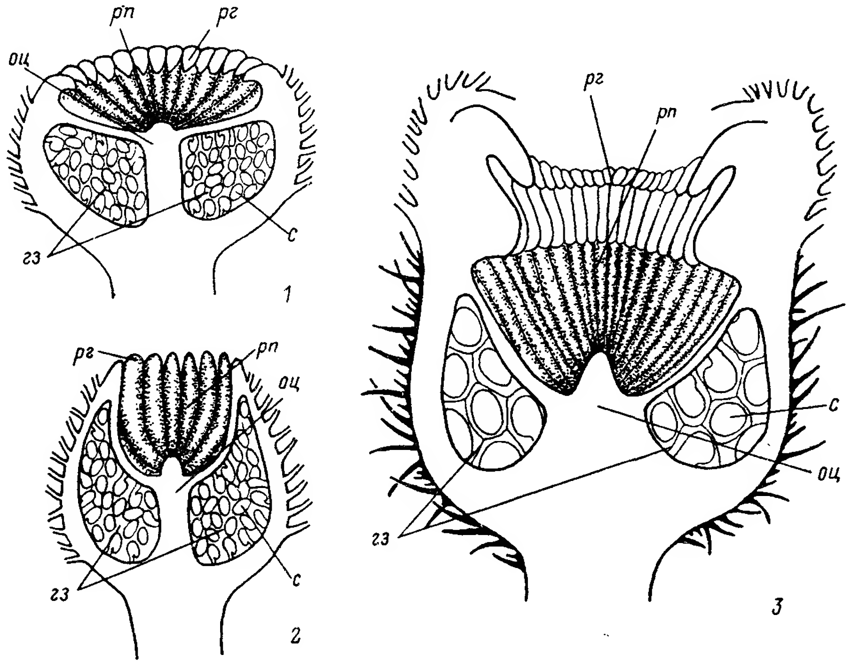


Рис. 1. Продольный срез завязи.

1 — *Nymphaea alba*; *2* — *N. gigantea*; *3* — *Victoria amazonica* (цветоложе снаружи покрыто шипами). *гз* — гнезда завязи, *рг* — рыльцевый гребень, *рп* — рыльцевая поверхность, *оц* — отросток цветоложа, *с* — семяпочки.

клеток глубжележащих слоев плаценты (рис. 2, *2*, *3*). Таким образом, в бугорке семяпочки можно выделить 3 зоны: 1-я — эпидерма, 2-я — субэпидерма и 3-я зона — обычно три нижележащих слоя клеток (рис. 2, *4*). В период формирования бугорка семяпочки в его субэпидерме выделяются 3 центральные клетки с более крупными ядрами (рис. 2, *2*, *3*). Средняя клетка дифференцируется в дальнейшем в археспориальную клетку, а боковые клетки образуют инициали латеральной области нуцеллуса семяпочки. В бугорке семяпочки сначала наиболее интенсивно окрашивается цитоплазма большинства его клеток (рис. 2, *1*), но постепенно начинают выделяться только клетки апикальной части бугорка и центральный слой клеток 3-й зоны (рис. 2, *2—4*).

Структуры семяпочки. На стадии бугорка семяпочки с археспориальной клеткой начинается образование инициалей внутреннего интегумента, центральной области нуцеллуса и гипостазы и прокамбиальных клеток семяпочки (рис. 2, *5*). Внутренний интегумент формируется из клеток эпидермы бугорка семяпочки. Как правило, 2 эпидермальные клетки удлиняются в радиальном направлении, в них увеличиваются размеры ядер, а затем происходят периклинальные деления. Со стороны фуникулуса рост внутреннего интегумента осуществляется несколько быстрее. Заложение наружного интегумента наблюдается во время деления археспориальной клетки (рис. 2, *6*). Он, как и внутренний интегумент, также эпидермального происхождения (рис. 2, *6*, *7*).

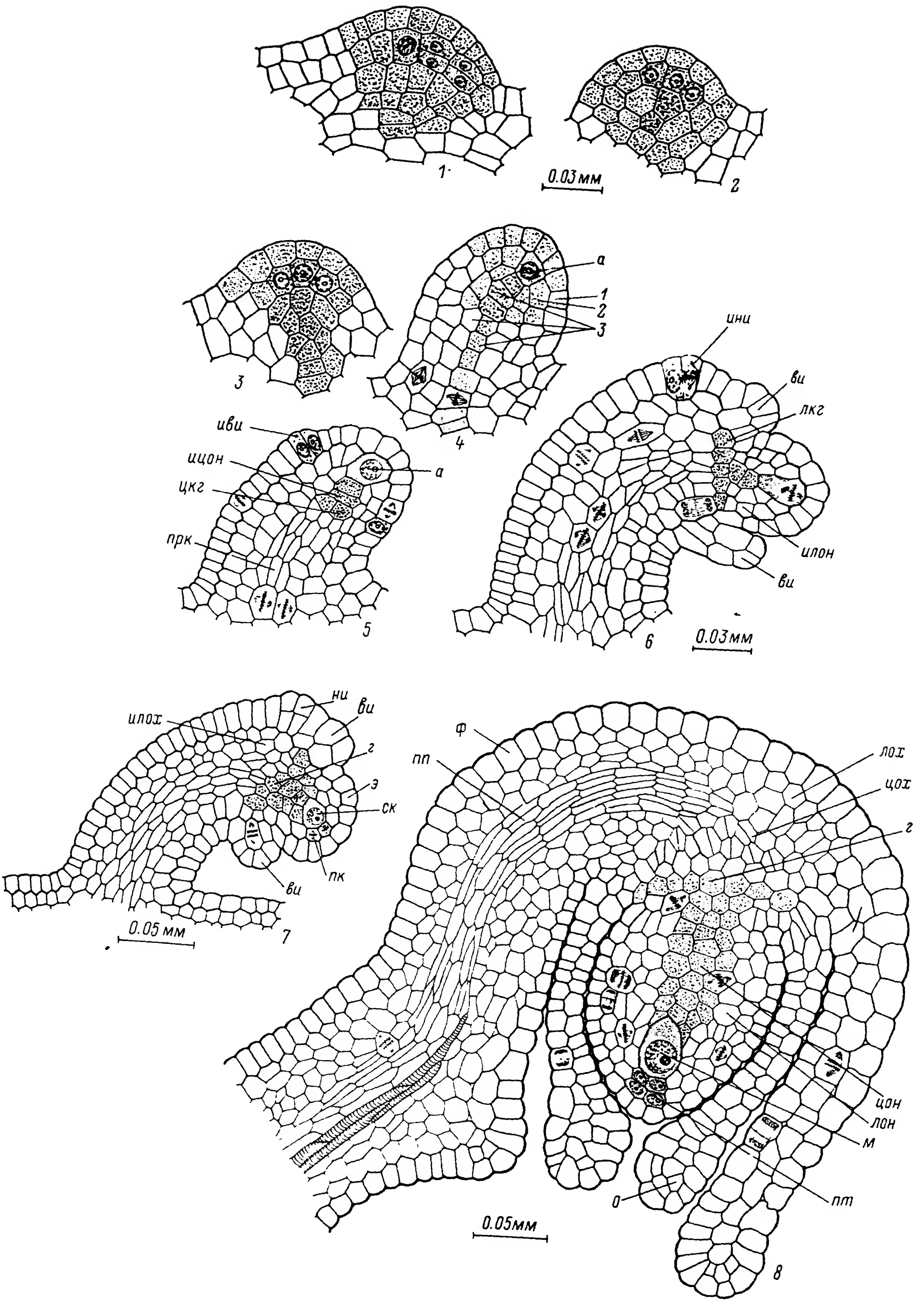
Центральные области нуцеллуса, гипостазы и прокамбиальные клетки будущего фуникулуса возникают из 3-й зоны бугорка семяпочки. Дифференциация центральных клеток гипостазы (обычно их две на продольном медианном срезе) происходит на уровне заложения внутреннего интегумента (рис. 2, *5*). К стадии делящейся археспориальной клетки начинают выделяться и латеральные клетки гипостазы. Выше диска клеток гипостазы формируется латеральная область нуцеллуса из клеток субэпидермы бугорка и центральная область нуцеллуса из клеток 3-й зоны (рис. 2, *6*).

В ходе поворота семяпочки в анатропное положение (рис. 2, *6—10*, *13*) под развивающимся наружным интегументом с дорсальной стороны семяпочки происходят периклинальные деления клеток субэпидермы (рис. 2, *6*). За счет них впоследствии образуются периферические слои халазы.

Таким образом, перед вступлением мегаспороцита в мейоз в семяпочке *N. gigantea* можно выделить основные структуры: 2 интегумента, нуцеллус, халазу, внутренние клетки которой преобразованы в гипостазу, и фуникулус.

Рис. 2. Развитие семяпочки у *Nymphaea gigantea*.

1 — начало формирования бугорка семяпочки, первые периклинальные деления в клетках субэпидермы плаценты; *2* — периклинальные деления внутренних производных клеток, возникших при делении клеток субэпидермального слоя плаценты, и антиклинальные деления в наружных производных клетках; *3* — выделение субэпидермального слоя в бугорке семяпочки и периклинальные деления во внутренних клетках, производных субэпидермы плаценты, и клетках нижележащих слоев плаценты; *4* — бугорок семяпочки с археспориальной клеткой, в нем четко выделяются три зоны (*1*, *2*, *3*); *5* — дифференциация бугорка семяпочки, образование инициалей внутреннего интегумента, центральной области нуцеллуса, центральных клеток гипостазы и прокамбиальных клеток; *6* — образование инициалей наружного интегумента, латеральной области нуцеллуса и латеральных клеток гипостазы в семяпочке; *7* — семяпочка на стадии спорогенной и париетальных клеток, образуются инициали латеральной области халазы; *8* — семяпочка с мегаспороцитом перед мейозом, образуется 2-слойная париетальная ткань и оперкулум. *9* — схема семяпочки на стадии мегаспороцита в профазе I мейоза; *10*, *11* — схема семяпочки и ее фрагмент на стадии диады мегаспор, начало образования эпистазы — видны утолщения на внутренних тангенциальных и основаниях радиальных стенок эпидермы нуцеллуса; *12* — фрагмент семяпочки на стадии 2-ядерного зародышевого мешка, дегенерация клеток париетальной ткани и центральной области нуцеллуса; *13*, *14* — схема семяпочки и ее фрагмент на стадии зрелого зародышевого мешка, в семяпочке виден фуникулярный обтуратор. *а* — археспориальная клетка, *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *иви* — инициали внутреннего интегумента, *илох* — инициали латеральной области халазы, *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *ини* — инициали наружного интегумента, *ио* — интегументальный обтуратор, *ицон* — инициали центральной области нуцеллуса, *лкг* — латеральные клетки гипостазы, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *лох* — латеральная область халазы, *м* — мегаспороцит, *ни* — наружный интегумент, *о* — оперкулум, *пк* — париетальная клетка, *прк* — прокамбиальные клетки, *пп* — проводящий пучок, *пт* — париетальная ткань, *ск* — спорогенная клетка, *ф* — фуникулус, *фо* — фуникулярный обтуратор, *цкг* — центральные клетки гипостазы, *цон* — центральная область нуцеллуса, *цох* — центральная область халазы, *э* — эпидерма нуцеллуса, *эп* — эпистаза.


1
0.03мм
2
3
4
а
1
2
3
ини
ви
лкг
иви
ицон
а
цкг
прк
5
6
0.03мм
илон
ви
ни
ви
илох
г
э
ск
пк
ви
7
0.05 мм
ф
пп
лох
цох
г
цон
лон
м
пт
о
8
0.05мм

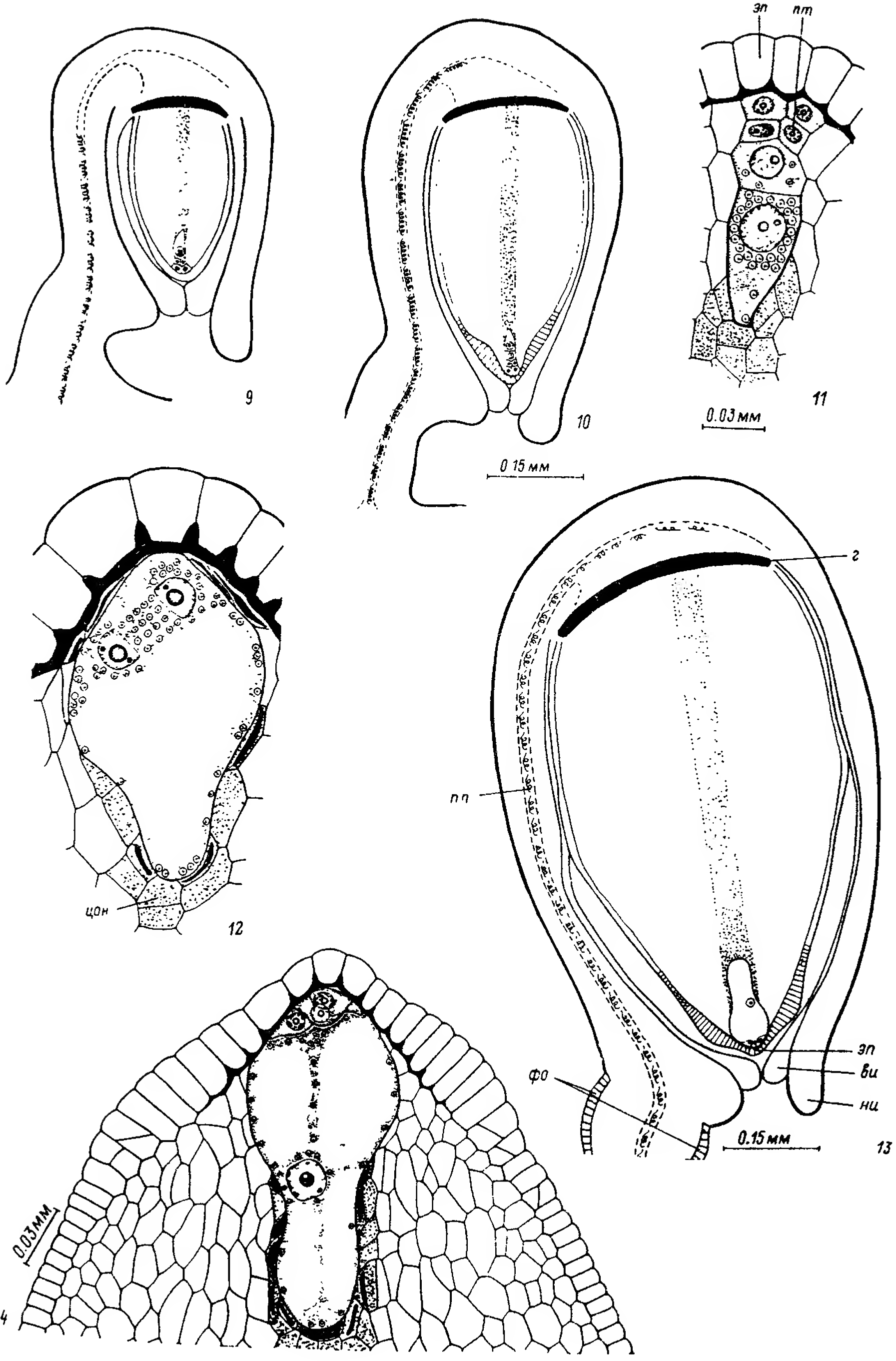


Рис. 2 (*продолжение*).

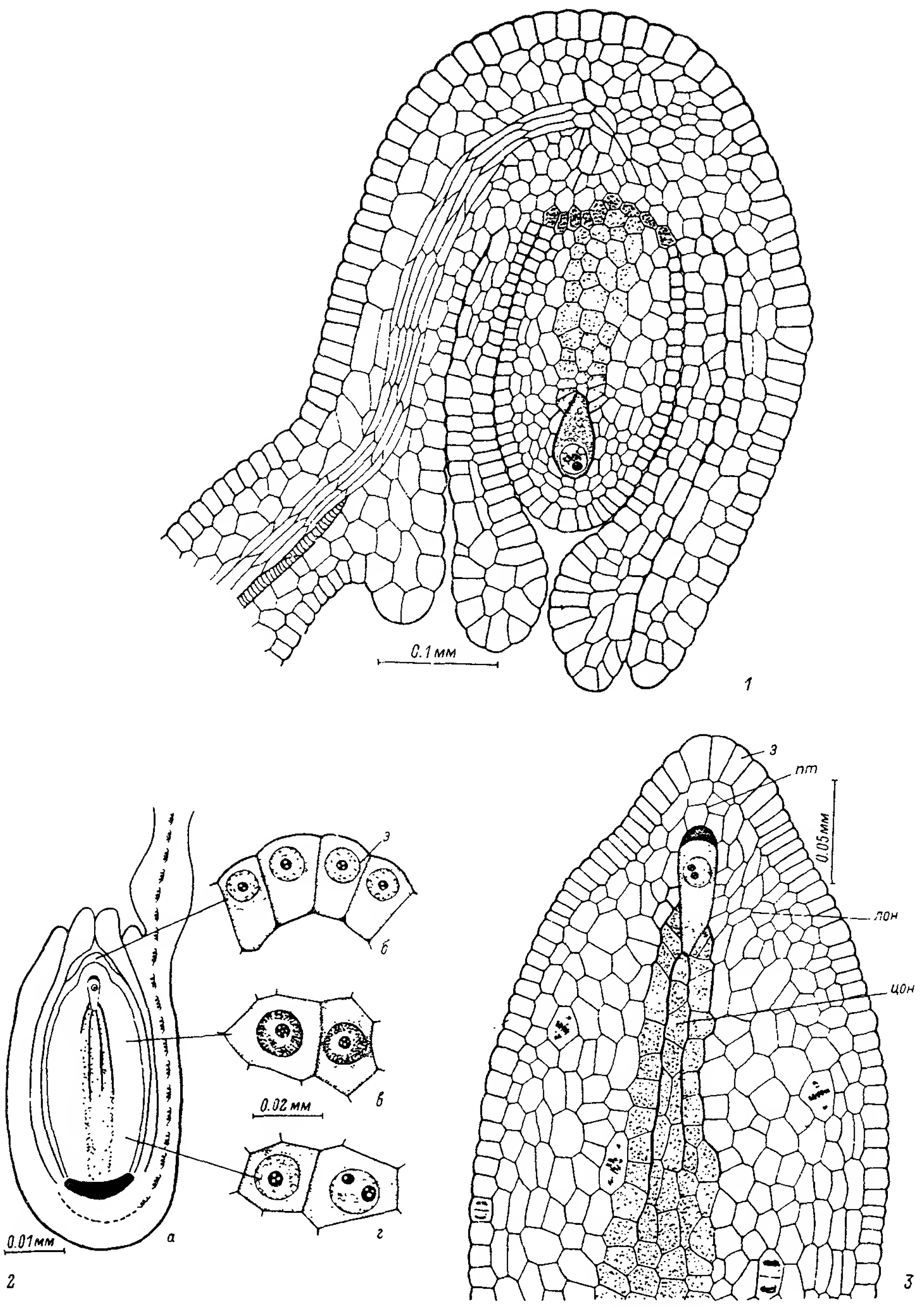


Рис. 3. Отдельные стадии развития семяпочки у *Nymphaea alba*.

1 — семяпочка на стадии мегаспороцита в профазе I мейоза; *2а* — схема семяпочки на стадии одноядерного зародышевого мешка; *2б*, *в*, *г* — клетки из разных частей нуцеллуса на этой же стадии; *3* — фрагмент семяпочки на стадии одноядерного зародышевого мешка, видны ряды клеток центральной области нуцеллуса.

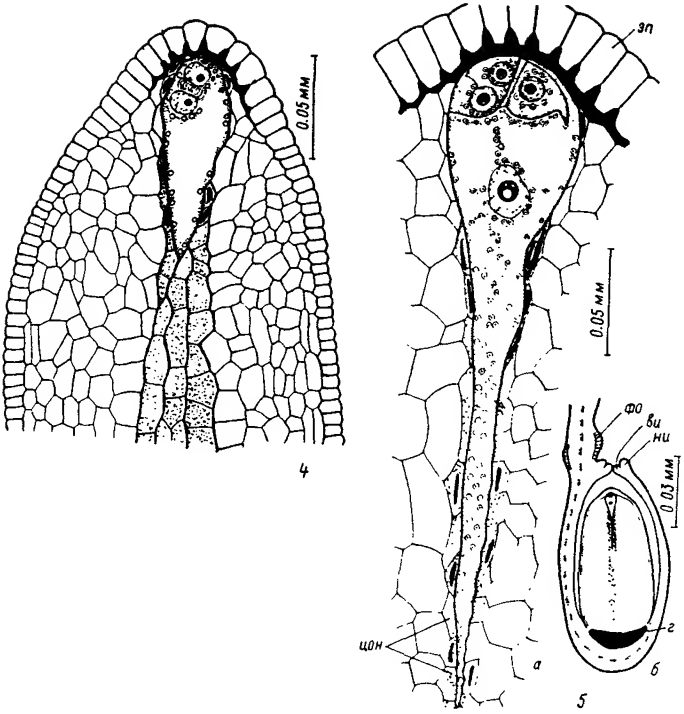


Рис. 3 (*продолжение*).

4 — фрагмент семяпочки на стадии 2-ядерного зародышевого мешка, разрушение париетальной ткани и клеток центральной области нуцеллуса, начало образования эпистазы — видны утолщения внутренних тангенциальных и оснований радиальных стенок клеток эпидермы нуцеллуса; *5а* — фрагмент семяпочки на стадии зрелого зародышевого мешка; *5б* — схема семяпочки на этой же стадии. Обозначения те же, что на рис. 2.

У *Nymphaea alba, N. gigantea* и *Victoria amazonica* оба интегумента достигают верхушки нуцеллуса к стадии профазы I мейоза в мегаспороците (рис. 2, *8*; 3, *1*). Наружный интегумент длиннее внутреннего и принимает участие в образовании микропиле (рис. 2, *9*, *10*, *13*; 3, *5*, *6*; 4, *1*). В сформированной семяпочке изученных видов внутренний интегумент 3—4-слойный в базальной и апикальной частях и 2-слойный в средней части. Наружный интегумент 3-слойный у *N. alba* и *N. gigantea* и 10—12-слойный у *Victoria amazonica.* Перед оплодотворением клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента — густоплазменные; окрашиваются интенсивнее других клеток обоих интегументов и напоминают секреторные. По-видимому, секреторными являются клетки эпидермы наружного интегумента *V. amazonica*, которые перед опылением в районе микропиле сильно вытягиваются в радиальном направлении (рис. 4, *1*).

Нуцеллус у изученных видов массивный, в его образовании принимают участие все зоны бугорка семяпочки. В результате деления археспориальной клетки образуются париетальная и спорогенная клетки (рис. 2, *6*). Формирование 2—3-слойной париетальной ткани завершается перед делением мегаспороцита (рис. 2, *7*, *8*; 3, *1*). Ее разрушение происходит очень быстро между первым и вторым делениями в зародышевом мешке (рис. 2, *12*; 3, *4*).

Клетки нуцеллуса интенсивно делятся вплоть до окончания дифференциации элементов зародышевого мешка. Форма клеток изменяется в процессе развития. На ранних этапах большинство клеток изодиаметрические, примерно одинаковой величины (рис. 3, *2*, *в*, *г*), более густоплазменные в центральной области

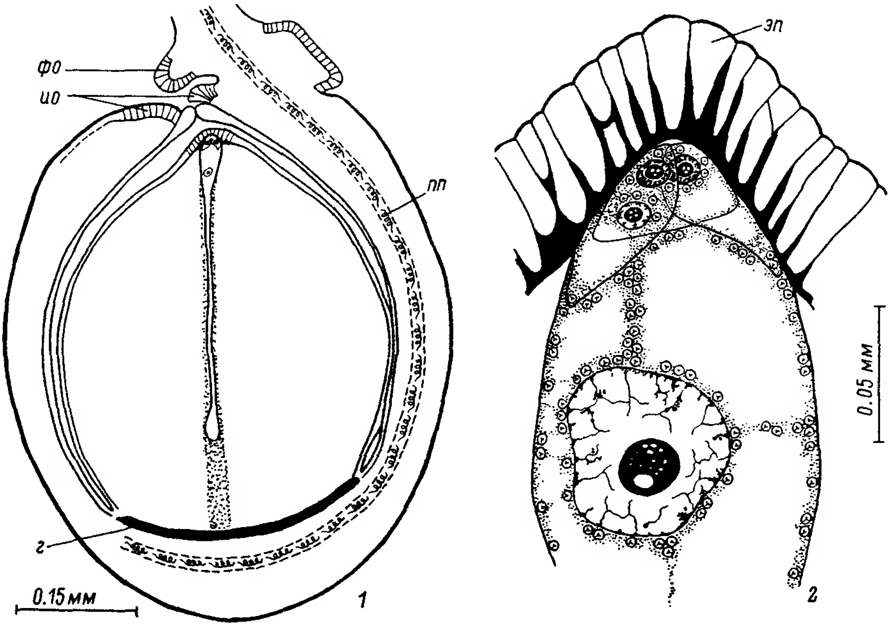


Рис. 4. Семяпочка *Victoria amazonica* перед оплодотворением.

1 — схема семяпочки, видны фуникулярный и интегументальный обтураторы; *2* — фрагмент семяпочки с зрелым зародышевым мешком. Обозначения те же, что на рис. 2.

нуцеллуса. Как правило клетки 1-ядерные, в некоторых случаях они становятся 2-ядерными: у *N. gigantea* мы наблюдали их на стадии 2-ядерного зародышевого мешка, а у *N. alba* и *V. amazonica* — на стадии зрелого зародышевого мешка.

Во время мегаспорогенеза и с началом развития зародышевого мешка клетки латеральной области нуцеллуса начинают уплощаться в тангенциальном направлении. Появляются вакуоли, особенно крупные образуются в клетках вблизи зародышевого мешка. Центральная область нуцеллуса представлена 3—4 рядами удлиненных густоплазменных клеток, доходящих до гипостазы. У всех видов, а особенно у *N. alba*, их стенки утолщаются за счет веществ полисахаридной природы (рис. 3, *3*). Такая особенность строения клеток центральной области нуцеллуса, вероятно, связана с характером поступления метаболитов в развивающийся зародышевый мешок. Кроме клеток париетальной ткани до оплодотворения дегенерируют также верхние клетки рядов центральной области нуцеллуса, за счет чего происходит рост зародышевого мешка сначала в микропилярном, а затем в халазальном направлении. При этом особенно у *N. alba* халазальный конец зародышевого мешка функционирует, по-видимому, как гаусторий (рис. 3, *5*). В сформированной семяпочке в клетках нуцеллуса накапливается большое количество крахмала.

В процессе развития семяпочки в апикальной части нуцеллуса наблюдаются преобразования эпидермальных клеток. У *Nymphaea gigantea* перед делением мегаспороцита, а у *N. alba* и *Victoria amazonica* — на стадии триады внутренние тангенциальные стенки и основания радиальных стенок их клеток начинают утолщаться. Эти утолщения имеют полисахаридную природу. У *Nymphaea alba* клетки апикальной части эпидермы нуцеллуса заметно увеличиваются в радиальном направлении, однако периклинальные деления в них не наблюдаются (рис. 3, *2*, *6*, *3—5*). У *N. gigantea* в радиальном направлении увеличиваются не клетки верхушки эпидермы нуцеллуса, а клетки, расположенные несколько ниже (рис. 2, *13*, *14*). Под ними некоторые клетки претерпевают периклинальные деления, сопровождающиеся чаще всего образованием наклонной перегородки. У *Victoria* *amazonica* часть клеток верхушки эпидермы нуцеллуса делятся периклинально наклонными перегородками (рис. 4, *2*). У всех видов типичный многослойный нуцеллярный колпачок не возникает.

Халаза у исследованных видов хорошо выражена. Ее внутренние слои на границе с нуцеллусом преобразуются в гипостазу. В сформированной семяпочке гипостаза 3—5-слойная (рис. 2, *13*; 3, *5*, *6*; 4, *1*). Клетки гипостазы лигнифицируются и заполняются танинами: у *Nymphaea alba* во время дифференциации элементов зародышевого мешка, а у *N. gigantea* и *Victoria amazonica* — в процессе развития семени. Это явление, возможно, скоррелировано с размерами семяпочек у исследованных видов. В крупных семяпочках время заполнения клеток гипостазы танинами смещается на более поздний период развития.

Формирование проводящей системы семяпочки начинается после дифференциации археспориальной клетки. Вначале она представлена прокамбиальным тяжем в основании бугорка семяпочки. В процессе поворота семяпочки в тяже дифференцируются кольчатые трахеиды. У *Nymphaea gigantea* это происходит до, а у *N. alba* — после формирования синаптонемного комплекса в мегаспороците (рис. 2, *8*; 3, *1*). Проводящая система сформированной семяпочки у изученных видов представлена одним простым проводящим пучком с кольчатыми трахеидами, который проходит по фуникулусу. У *N. gigantea* он заканчивается в центральной части халазы (рис. 2, *13*), а у *N. alba* и *Victoria amazonica* — у основания наружного интегумента (рис. 3, *5*, *6*; 4, *1*).

Фуникулус хорошо выражен. Он короткий и массивный у *Victoria amazonica*, длинный и тонкий у *Nymphaea alba* и *N. gigantea*, вследствие чего у последних видов семяпочка несколько повернута вокруг его оси. В основании фуникулуса выявляется кольцо густоплазменных клеток, слегка вытянутых в радиальном направлении (рис. 2, *13*; 3, *5*, *6*; 4, *1*).

Обсуждение результатов исследования

Изучение развития семяпочки и ее структур у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* выявило ряд особенностей в их формировании. Сформированные семяпочки *Nymphaea alba*, *N. gigantea* и *Victoria amazonica* повернуты на 180°, следовательно, являются анатропными. Это положение согласуется с литературными данными для других видов этих родов (Cook, 1902, 1906; Seaton, 1908; Moseley, 1961; Khanna, 1964, 1967; Schneider, 1976; Батыгина и др., 1980, и др.).

При изучении морфогенеза семяпочки очень важно выявить особенности инициации бугорка семяпочки на плаценте, закономерности его организации и дифференциации структур семяпочки. В этом отношении основополагающими остаются до сих пор представления E. Warming (1878) о способах возникновения бугорков семяпочек на плаценте. В дальнейшем свое развитие они получили в исследованиях Е. Л. Кордюм (1967, 1968, 1973, 1978) и F. Bouman (1984). Заложение бугорка происходит за счет периклинальных делений клеток либо в третьем, либо во втором слоях плаценты (по Warming деления могут быть одновременными в обоих слоях). В первом случае клетки эпидермы и субэпидермы, а во втором случае только клетки эпидермы делятся сначала антиклинально. На основании этого было предложено различать семяпочки группы А и Б по Кордюм или 3- и 2-зонные семяпочки по Bouman. 2-зонные семяпочки, как правило, становятся тенуинуцеллятными, а 3-зонные — крассинуцеллятными и тенуинуцеллятными. Исходя из этих представлений, можно придти к заключению, что характер делений клеток второго и третьего слоев плаценты непосредственно обусловливает организацию бугорка семяпочки и тип семяпочки. Однако данные, полученные нами по морфогенезу семяпочки *Nymphaea gigantea*, не укладываются в представления этих авторов. Периклинальные деления, за счет которых формируется бугорок семяпочки, происходят в субэпидермальном слое плаценты. Затем периклинально делятся только внутренние производные клетки и некоторые клетки нижележащих слоев плаценты. Лишь после этого в бугорке выделяются три зоны: 1-я — эпидерма, 2-я — субэпидерма и 3-я — три слоя нижележащих клеток. Таким образом, бугорок семяпочки у *N. gigantea* не 2-, а 3-зонный. Необходимо подчеркнуть, что 2-я и 3-я зоны бугорка семяпочки не являются прямым продолжением второго и третьего слоев плаценты. О зональном строении бугорка семяпочки можно говорить лишь к началу дифференциации основных структур семяпочки.

На основании строения бугорка семяпочки *N. gigantea* из клеток 1-й зоны формируется эпидерма нуцеллуса, халазы и фуникулуса и оба интегумента; 2-й зоны — археспорий, париетальная ткань, а также латеральные области нуцеллуса, халазы и фуникулуса; 3-й зоны — центральная область нуцеллуса, а также халазы и фуникулуса (последние представлены проводящим пучком семяпочки).

Семяпочки исследованных нами видов крассинуцеллятные, имеют мощный нуцеллус и париетальную ткань. Париетальная ткань — 2—3-слойная. Четкой закономерности в ее формировании не наблюдается, что отмечено и для других видов кувшинковых (Cook, 1902, 1906; Seaton, 1908; Мейер, 1960; Khanna, 1967; Винтер, 1988). M. Cook (1906) обнаружил, что у кубинских представителей рода *Castalia* (= *Nymphaea*) париетальная ткань разрушается до первого митоза в зародышевом мешке. Согласно S. Seaton (1908), зародышевый мешок *Nymphaea advena* Ait. в процессе развития не достигает эпидермы нуцеллуса, т. е. эта ткань не разрушается до оплодотворения. Наши данные показали, что у изученных видов, как и у *Nuphar lutea* (L.) Sm. (Винтер, Шамров, 1991), париетальная ткань разрушается перед вторым митозом в зародышевом мешке.

Деления клеток нуцеллуса обнаруживаются во всех его частях вплоть до стадии сформированного зародышевого мешка. Мы, как и P. Khanna (1967) для *Victoria cruziana* D'Orb. и *Nymphaea stellata* Willd., не считаем возможным выделить в развивающемся нуцеллусе зону базальной меристемы (Ramji, Padmanabhan, 1965a, b).

К стадии зрелого зародышевого мешка в клетках нуцеллуса всех исследованных видов в большом количестве выявляется крахмал в виде крупных, многогранных сложных зерен. После оплодотворения клетки нуцеллуса преобразуются в запасающую ткань — перисперм (по происхождению это клетки латеральной области нуцеллуса, так как клетки центральной области разрушаются по мере роста и активности эндоспермального гаустория, достигающего постепенно гипостазы). Перисперм составляет основной объем зрелого семени.

У *Nymphaea alba*, *N. gigantea* и *Victoria amazonica* клетки эпидермы нуцеллуса преобразуются в специфический однослойный (у *V. amazonica* нерегулярно двуслойный) нуцеллярный колпачок с сильно утолщенными внутренними тангенциальными стенками и основаниями радиальных стенок — «the nucellar pad», по определению Bouman (1984). Однако Bouman, описывая эту структуру, не отмечает, что она может быть многослойной. Khanna (1967) обнаружил двуслойную клювоподобную структуру на верхушке эпидермы нуцеллуса у *V. cruziana*, но он не отметил каких-либо утолщений эпидермальных клеток. Следовательно, у представителей сем. *Nymphaeaceae* встречаются различные модификации преобразований верхушки эпидермы нуцеллуса: от многослойной (*Nuphar lutea*) и неравномерно двуслойной (*Victoria amazonica*, *V. cruziana*) до однослойной (*Nymphaea alba*, *N. gigantea*), но с характерными утолщениями оболочек полисахаридной природы. Мы полагаем, что эти преобразования следует рассматривать как эпистазу, согласно определениям Ph. Tieghem van (1901) и Bouman (1984). Эпистаза отмечена у представителей очень немногих таксонов — *Myrtales*, *Zingiberales* и *Nymphaeaceae* (Bouman, 1984).

У всех исследованных видов внутренние клетки халазы, примыкающие непосредственно к нуцеллусу, дифференцируются в чашеобразную, 3—5-слойную гипостазу. Стенки клеток гипостазы лигнифицированы. К стадии зрелого зародышевого мешка (*Nymphaea alba*) или только после оплодотворения (*Nymphaea gigantea*, *Victoria amazonica*, а также ранее изученный вид *Nuphar lutea*) клетки гипостазы заполняются танинами. Наличие гипостазы для представителей родов *Nymphaea*, *Nuphar* и *Victoria* установлено впервые.

Апикальная часть внутреннего интегумента у исследованных видов трансформируется в оперкулум. Окончательного развития он достигает в зрелом семени, что согласуется с литературными данными для других представителей сем. *Nymphaeaceae* (Khanna, 1967; Меликян, Немирович-Данченко, 1988). Перед оплодотворением его клетки интенсивно окрашиваются и напоминают по строению секреторные. По-видимому, они выделяют хемотропно-активные вещества для привлечения пыльцевых трубок. У *Victoria amazonica* на стадии зрелого зародышевого мешка обнаружено преобразование клеток эпидермы наружного интегумента. Их строение (вытянутые в радиальном направлении густоплазменные клетки) и расположение (вблизи микропиле) типично для разного рода обтураторов (Davis, 1966; Савченко, 1973; Tilton, Horner, 1980). Данные о наличии интегументального обтуратора в семяпочке кувшинковых ранее отсутствовали.

У кувшинковых проводящий пучок входит в халазу семяпочки (Khanna, 1964, 1967; Батыгина и др., 1980; Батыгина, 1981). Однако нет указаний о месте его окончания. Нами было выявлено, что проводящий пучок заканчивается в центральной части халазы у *Nymphaea gigantea* и у основания наружного интегумента у *N. alba*, *Nuphar lutea* и *Victoria amazonica*.

Фуникулус хорошо выражен. Перед оплодотворением в его основании выделяется валик, покрытый клетками секреторного типа. Мы предполагаем, что перед оплодотворением эта структура функционирует как обтуратор. Обычно после оплодотворения фуникулярный обтуратор дегенерирует (Савченко, 1973; Tilton, Horner, 1980). У изученных видов он продолжает развиваться и преобразуется в железистый ариллус семени, который достигает окончательного развития перед диссеминацией. Фуникулярный обтуратор в семяпочке кувшинковых обнаружен впервые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Семейство *Nymphaeaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1981. Т. 1. С. 105—110. — *Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И.* Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 8. С. 1071—1087. — *Вальцева О. В., Савич Е. И.* О развитии зародыша у *Nymphaea candida* Presl. и *N. tetragona* Georgi // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1323—1326. — *Винтер А. Н.* Эмбриология рода *Hydrostemma* (*Barclaya*) в связи с его систематическим положением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 19 с. — *Винтер А. Н., Шамров И. И.* Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 74—86. — *Кордюм Е. Л.* Цитоэмбриология семейства зонтичных. Киев: Наук. думка, 1967. 176 с. — *Кордюм Е. Л.* Особенности раннего онтогенеза семяпочки с различным типом археспория у ряда представителей покрытосеменных // Цитология и генетика. 1968. Т. 2, № 5. С. 415—428. — *Кордюм Е. Л.* Особенности дифференциации и филогенетическое значение женского археспория покрытосеменных // Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1973. С. 24—33. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 219 с. — *Мейер К. И.* К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, № 6. С. 48—59. — *Меликян А. П., Немирович-Данченко Е. Н.* Семейство *Nymphaeaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1988. Т. 2. С. 140—147. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с. — *Тахтаджян А. Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: МОИП, 1948. 301 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Bouman F.* The ovule // Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer Verlag, 1984. P. 123—157. — *Conard H. S.* The water lilies: a monograph of the genus *Nymphaea* // The Carnegian Institution of Washington. 1905. Publ. 4. 279 p. — *Cook M. T.* Development of the embryo sac and embryos of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena* // Bul. Torr. Bot. Club. 1902. Vol. 29. P. 211. — *Cook M. T.* The embryology of some Cuban *Nymphaeaceae* // Bot. Gaz. 1906. Vol. 42. P. 376—396. — *Cook M. T.* Notes on the embryogeny of the *Nymphaeaceae* // Bot. Gaz. 1909. Vol. 48. P. 56—59. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms. New York; London; Sydney: John Wiley and Sons, 1966. 528 p. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*.

1. *Euryale ferox* Salisb. // Proc. Ind. Acad. Sci. 1964. Vol. 59, N 4. P. 237—247. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. 3. *Victoria cruziana* D'Orb. and *Nymphaea stellata* Willd. // Bot. Mag. Tokyo. 1967. Vol. 80, N 950. P. 305—312. — *Moseley M. F.* Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. 2. The flower of *Nymphaea* // Bot. Gaz. 1961. Vol. 122, N 4. P. 233—259. — *Ramji M. V., Padmanabhan D.* Developmental studies on *Cabomba caroliniana* Gray. 1. Ovule and carpel // Proc. Ind. Acad. Sci. Sect. B. 1965a. Vol. 62, N 5. P. 215—223. — *Ramji M. V., Padmanabhan D.* A note on the occurence of basal meristem in the ovules of *Cabomba caroliniana* Gray. // Curr. Sci. 1965b. Vol. 34, N 15. P. 463—465. — *Schneider E. L.* Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. 8. The floral anatomy of *Victoria* Schomb. (*Nymphaeaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1976. Vol. 74. N 2. P. 115—148. — *Seaton S.* The development of the embryo sac of the *Nymphaea* // Bul. Torr. Bot. Club. 1908. Vol. 35. P. 283—290. — *Tieghem Ph. van.* L'oeuf des plantes considéré comme la base de leur classification // Ann. Soc. Nat. Bot. Sér. 8. 1901. T. 14. P. 213—390. — *Tilton V. R., Horner H. T.* Stigma, style, and obturator of *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) and their function in the reproductive process // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67, N 7. P. 1113—1131. — *Warming E.* De l'ovule // Ann. Sci. Nat. Sér. 6. 1878. T. 5. P. 175—266.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград
Мелитопольский государственный педагогический институт

Получено 19 IV 1990

УДК 581.3

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

Е. А. Кравец, В. П. Банникова, Г. С. Колючая

РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЗАРОДЫША *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) ПРИ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

E. A. KRAVETZ, V. P. BANNIKOVA, G. S. COLYUCHAYA. THE GROWTH AND DIFFERENTIATION OF THE *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) EMBRYO UNDER THE INFLUENCE OF LOW TEMPERATURES

Исследован эмбриогенез двух сортов озимой пшеницы — Мечта 1 и Мироновская 808, произрастающих в камерах искусственного климата при температуре 21, 12 °C и в условиях открытого грунта при среднемесячной температуре 16.7 °C. В холодной камере торможение роста зародыша является наиболее существенным в период глобулярной стадии и достигает максимума за 2—3 суток до проявления первых морфологических признаков дифференциации. Начало дифференциации зародыша у сорта Мечта 1 задерживается на 4, а у сорта Мироновская 808 — на 8 сут. После этого темпы роста и дифференциации зародыша в холодной камере постепенно повышаются. Разница в величине зародышей, формирующихся в разных температурных условиях, нивелируется на 25—35 сут после опыления.

Морфологические данные свидетельствуют о дискретности и неоднородности эмбриогенеза (Яковлев, 1950; Батыгина, 1974; Raghavan, 1976; Банникова, 1986). Для выделения отдельных его стадий, тем более критических, большое значение приобретают экспериментальные методы, в частности воздействие температурного фактора.

Для нормального созревания зародыша пшеницы необходимо, чтобы средняя температура ко времени налива зерна не превышала 23 °C и не опускалась ниже 12 °C, при оптимуме в 19 °C (Ацци, 1932). Температуры выше и ниже оптимума заметно влияют на темп эмбриогенеза. Так, у сорта Одесская-3 при среднемесячной температуре 14.7 °C заложение валика колеоптиля отмечалось на 12-е сут, а при 19.5 °C — на 5-е сут (Абрамова, 1962). Сходные результаты получили у пшеницы ярового сорта Лютесценс-62 и озимого — Украинка (Модилевский и др., 1958). Изучение влияния суб- и супраоптимальных температур (8—10 и 25—30 °C) в камерах искусственного климата на формирование зародыша пшеницы показало снижение числа клеток в зародыше (на 23 и 34 % соответственно) и увеличение или сокращение продолжительности эмбриогенеза (до 18 сут) (Илли, 1988). Понижение температуры в период эмбриогенеза пшеницы может сказаться и на структуре сформированного зародыша. Так, резкое снижение температуры, в частности заморозки, способствуют недоразвитию проводящей системы зародыша и его главного корня (Кулешов, 1951; Оксиюк, Худяк, 1961; Илли, 1988).

Итак, температурный фактор существенно влияет на формирование зародыша пшеницы. Однако работы, в которых анализируется его влияние на последовательные фазы развития зародыша злаков, отсутствуют. Остается неясным, какие этапы эмбриогенеза и в какой степени наиболее чувствительны к понижению температуры.

Материал и методика

Для работы были взяты 2 сорта озимой пшеницы, созданные в Мироновском НИИ селекции и семеноводства пшеницы им. В. Н. Ремесло, — Мечта 1 и Мироновская 808. Растения выращивали в камерах искусственного климата ВКШ-73 фитотрона Мироновского НИИ ССП.[1] Одна часть растений от завершения процесса оплодотворения и до полной зрелости зерновок содержалась в камере с температурным режимом: 22 °С — днем и 20 °С — ночью (вариант «тепло»), другая — при температуре 12 °С (вариант «холодно»). Растения сорта Мироновская 808 выращивали также в условиях открытого грунта (полевые условия) при колебании среднесуточной температуры от 12 до 21 °С. При этом средняя температура в течение эмбриогенеза составила 16.7 °С.

Темпоральные фиксации проводились фиксаторами Навашина и Модилевского. Постоянные препараты изготовляли по общепринятой цитологической методике. Срезы толщиной 18 и 20 мкм окрашивали галлоцианин-хромовыми квасцами и основным фуксином по Модилевскому. При просмотре препаратов измеряли длину продольных срединных срезов. В каждом сроке фиксации анализировали не менее 10—15 зародышей. Результаты измерений обрабатывались статистически с применением ЭВМ (Афифи, Эйзен, 1982).

Результаты исследования и их обсуждение

Развитие зародышей в разных температурных условиях морфологически сходно, но отличается темпами роста и дифференциации. Остановимся на характеристике зародышей пшеницы сорта Мечта 1, развивающихся в условиях холодной камеры (табл. 1).

2-суточные зародыши претерпевают 3—6 делений, размеры их варьируют от 55 до 75 мкм, число составляющих клеток — от 3 до 8. Отклонений в ходе заложения клеточных перегородок не обнаружено.

4-суточные зародыши содержат от 8 до 16 клеток, длина зародышей колеблется от 70 до 100 мкм (табл. I, *а*). Клетки крупные с плотной цитоплазмой. Отмечено возрастание активности ядрышек. В прилегающих к зародышу слоях эндосперма прослеживаются деструктивные явления.

Размеры 6-суточных зародышей колеблются от 108 до 180 мкм, а число составляющих клеток — от 50 до 80. Зародыш удлиняется и более четко дифференцируется на подвесок, образованный крупными, сильно вакуолизированными клетками, и собственно зародыш или тело, состоящее из мелких клеток с плотной цитоплазмой (табл. I, *б*).

Длина 8-суточных зародышей составляет от 124 до 212 мкм, число клеток на зародыш — от 90 до 130. Форма его варьирует от булавовидной до яйцевидной (табл. I, *в*). Вокруг зародыша хорошо обозначается зона лизиса, где видны разрушенные клетки и пикнотические ядра эндосперма, а также слущивающиеся с поверхности зародыша плоские эпителиальные клетки. Признаков дифференциации зародышей не обнаружено.

---

[1] Авторы приносят искреннюю благодарность директору Института Л. А. Животкову за предоставленную возможность работать в фитотроне.

ТАБЛИЦА 1

Временная и количественная характеристики роста зародышей озимой пшеницы сорта Мечта 1 ($P = 0.05$)

Теплая камера (20—22 °C)

периоды формирования зародышей	возраст зародыша, сут	размер зародыша, мм	число клеток
I	2	0.074±0.015	8—20
	4	0.160±0.01	70—80
II	6	0.28±0.05	Более 200
	8	0.85±0.04	—
III	10	1.26±0.11	—
	12	1.69±0.10	—
IV	14	2.10±0.11	—
	16	2.58±0.06	—
V	18	2.50±0.09	—
	20	2.43±0.07	—
	22	2.51±0.11	—
	25	2.41±0.07	—
	30	—	—
	35	2.48±0.11	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Холодная камера (10—12 °C)

периоды формирования зародышей	возраст зародыша, сут	размер зародыша, мм	число клеток
I	2	0.064±0.05	3—8
	4	0.084±0.06	8—16
	6	0.132±0.018	50—80
	8	0.165±0.015	90—120
II	10	0.28±0.06	Более 200
	12	0.44±0.09	—
	14	0.93±0.07	—
III	16	1.03±0.12	—
	18	1.23±0.13	—
	20	1.55±0.11	—
IV	22	1.94±0.10	—
	25	2.54±0.11	—
V	30	—	—
	35	2.49±0.10	—

Примечание. Периоды формирования зародышей (табл. 1, 2): I — глобулярный зародыш, II — начало дифференциации, III — органогенез, IV — завершение органогенеза, V — созревание зародыша.

10-суточные зародыши заметно варьируют в размерах: от 148 до 365 мкм. В зависимости от величины встречаются еще недифференцированные и уже приступившие к дифференциации зародыши (табл. I, *г*). Последние характеризуются заложением щитка, точки роста и колеоптиля. Клетки базальной части зародыша и дорсальной области щитка вакуолизируются и растягиваются.

12-суточные зародыши также значительно варьируют в размерах: от 250 до 870 мкм. Морфологически это соответствует разному состоянию зародыша: от формирования щитка и колеоптиля до дифференциации главного корня, эпибласта и первого листа почечки (табл. II, *а*). По степени развития зародыши этого варианта опыта в среднем соответствуют 6—7-суточным зародышам, формирующимся в теплой камере.

14-суточные зародыши, размеры которых колеблются от 540 до 1100 мкм, в большинстве случаев уже дифференцированы на основные органы: щиток с проводящей системой, колеоптиль, апекс стебля, главный корень и эпибласт (табл. II, *б*), что соответствует развитию 8-суточных зародышей в варианте «тепло».

Большой размах варьирования — от 581 до 1551 мкм — у 16-суточных зародышей указывает на присутствие зародышей разной степени зрелости или дифференциации. В зависимости от размеров зародышей степень их дифференциации соответствует 8—10-суточным зародышам в варианте «тепло». У зародышей свыше 1 мм отчетливо дифференцируется точка роста с первым, иногда и вторым листьями, главный корень и эпибласт.

Длина 18-суточных зародышей колеблется от 660 до 1825 мкм и в среднем составляет 1.304 мм, что соответствует размерам примерно 10—11-суточных зародышей в варианте «тепло» (табл. II, *в*). В этот период наблюдается активный органогенез: значительно разрастается щиток и дифференцируется его эпителий, увеличиваются главный корень, колеориза, образуется корневой чехлик, закладывается 1-я пара добавочных корней, смыкается отверстие колеоптиля над почечкой с 1-м и 2-м листьями, дифференцируется проводящая система зародышевой оси и эпикотиля.

Степень сформированности 22-суточных зародышей соответствует 10—14-суточным зародышам в варианте «тепло». В среднем их размер равняется 1.95 мм. Это период активного роста и разрастания тканей зародыша не только за счет новообразований (3-й лист, 2-я пара добавочных корешков), но в основном благодаря растяжению и вакуолизации клеток щитка, колеоптиля, колеоризы, мезокотиля.

25-суточные зародыши соответствуют 16—18-суточным в варианте «тепло» и достигают в среднем 2.48 мм. По степени развития зародыши к этому времени выравниваются. Процессы дифференциации в них в основном завершены (табл. II, *г*). Щиток полностью охватывает зародышевую ось и эпикотиль.

35-суточные зародыши достигают размеров зрелого зародыша, их длина составляет в среднем 2.51 мм. По степени зрелости эти зародыши соответствуют 16-суточным, сформированным в теплой камере.

Сравнивая морфологические особенности зародышей, развивающихся при разных температурах (табл. 1), можно отметить, что отставание в развитии зародышей в холодной камере наблюдается уже с первых делений зиготы. В 2-суточных зародышах количество клеток меньше в 2—3 раза, чем в зародышах, формирующихся в условиях теплой камеры. Далее эта разница увеличивается: через 4 сут в зародышах первого типа насчитывается всего 8—16 клеток, тогда как у вторых — 70—80, т. е. в 5—10 раз больше. Причем максимальная величина этих зародышей (100 мкм) не достигает средних размеров зародышей варианта «тепло» (160 мкм). 6-суточные зародыши, развивающиеся в холодной камере, вдвое меньше зародышей такого же возраста в варианте «тепло». Особенно заметны различия через 8 сут после опыления, когда разница в размерах зародышей разных вариантов опыта составляет 5 и более раз. На 10-е сут длина зародышей в холодной камере уступает в 4.5 раза, на 12-е — в 3.8 раза, на 16-е — 2.5, на 20-е сут — в 1.5 раза. Лишь на 25-е сут после опыления размеры зародышей в двух вариантах опыта сравнялись, хотя морфологическое состояние этих зародышей оставалось еще разным.

Итак, темпы роста зародыша Мечта 1 при пониженной температуре значительно снижены. Дифференциация зародышей начинается на 10-е сут, завершается — на 22-е, а 25-суточные зародыши достигают своих предельных

ТАБЛИЦА 2

Временная и количественная характеристики роста зародышей озимой пшеницы сорта Мироновская 808 ($P = 0.05$)

Теплая камера (20—22 °C)				Полевые условия (16.7 °C)				Холодная камера (10—12 °C)			
периоды формирования зародышей	возраст зародыша, сут	размер зародыша, мм	число клеток	периоды формирования зародышей	возраст зародыша, сут	размер зародыша, мм	число клеток	периоды формирования зародышей	возраст зародыша, сут	размер зародыша, мм	число клеток
I	2	0.073±0.003	3—4	I	2	0.078±0.04	2—3	I	2	0.058±0.015	Деление зиготы
	4	0.141±0.008	Более 60		4	0.12±0.03	20—40		4	0.087±0.035	16—20
II	6	0.25±0.02	ок. 200		6	0.18±0.02	80—120		6	0.11±0.01	40—60
	8	0.64±0.06	—	II	8	0.28±0.04	Более 200		8	0.13±0.01	50—70
III	10	1.35±0.12	—		10	0.43±0.03			10	0.17±0.02	70—100
	12	1.84±0.08	—		12	0.59±0.04	—		12	0.19±0.02	100—120
IV	14	2.27±0.06	—		14	0.87±0.03	—		14	0.26±0.03	ок. 200
							—				
	16	2.39±0.09	—	III	16	1.16±0.03	—	II	16	0.44±0.06	—
	18	2.47±0.08	—		18	1.64±0.05	—		18	— —	—
	20	2.56±0.09	—		20	2.00±0.08	—		20	0.74±0.06	—
V	22	2.61±0.01	—	IV	22	2.14±0.08	—	III	22	0.97±0.08	—
	25	2.48±0.07	—		25	2.38±0.08	—		25	1.36±0.07	—
	30	2.54±0.04	—		30	2.72±0.07	—		30	2.13±0.11	—
	35	2.48±0.06	—					IV	35	2.49±0.11	—

размеров. В оптимальных температурных условиях эти показатели составляют: 6-е, 14-е и 16-е сут. Особенно заметное отставание в развитии зародышей наблюдается на ранних этапах эмбриогенеза, когда эндосперм еще недостаточно развит, а рост зародыша определяется преимущественным увеличением числа клеток. Действие низкой температуры на этих стадиях проявляется в задержке роста, темпов клеточных делений и значительном варьировании размеров, а также формы глобулярного зародыша. С началом дифференциации темпы роста зародышей в разных температурных режимах различаются не столь резко. Поздние этапы эмбриогенеза слабо подвержены влиянию низкой температуры. Каких-либо отклонений в развитии и деформаций в структуре зародышей выявлено не было.

Перейдем к рассмотрению данных по развитию зародышей пшеницы сорта Мироновская 808 (табл. 2).

Формирование зародышей в условиях поля. 2-суточные зародыши состоят из 2, реже 3 клеток и по величине равняются 78 мкм. В 4-суточных зародышах число клеток увеличивается до 16—40, а размер — до 120 мкм. Заметный прирост зародышей наблюдается через 6 сут после опыления: в них насчитывается 80—120 клеток, а величина равняется 180 мкм (табл. 2). Начало дифференциации отмечается через 8 сут после опыления. Вследствие разрастания апикально-латеральной части зародыша и формирования инвагинации зародыш теряет радиальную симметрию; величина его в это время составляет 280 мкм. В дальнейшем вместе с увеличением размеров зародыша происходит последовательная дифференциация его органов и тканей. В 22-суточных зародышах дифференциация в целом завершена. Через 30 сут после опыления зародыш этого сорта достигает своих предельных размеров (табл. 2).

Формирование зародыша в условиях холодной камеры. По сравнению с вышеописанным вариантом, а также эмбриогенезом в теплой камере темпы роста и дифференциации зародышей в холодной камере значительно снижены. Через 2 сут после опыления наблюдается деление зиготы или 2-клеточный зародыш размером 58 мкм. В течение последующих 4—10 сут величина зародышей возрастает незначительно, хотя число клеток заметно увеличивается (табл. III, *а*). Лишь спустя 14 сут после опыления размеры зародыша существенно увеличиваются, составляя в среднем 260 мкм; появляются первые признаки асимметрии, предшествующие дифференциации (табл. III, *б*). Дифференциация зародыша начинается на 15—16-е сут после опыления (табл. III, *в*): формируется щиток, закладывается верхний валик колеоптиля, в основании инвагинации — меристема точки роста стебля, нижний валик колеоптиля, затем — меристема главного корня. Через 20 сут (табл. III, *г*) колеоптиль образует замкнутое влагалище с широким отверстием наверху, внутри которого дифференцируется почечка с 1 листом, закладывается главный корень и эпибласт. Завершается дифференциация через 30 и более суток после опыления.

Сравнивая темпы роста и дифференциации зародышей в разных температурных условиях, можно отметить, что отставание в развитии зародышей варианта «холодно» значительно превышает задержку в развитии зародышей в полевых условиях по сравнению с оптимальными условиями теплой камеры. Так, максимальная разница в размерах зародышей, развивающихся в условиях поля, по сравнению с теплой камерой приходится на 10—12-суточные зародыши и составляет 3.1 раза. В холодной камере на 2-е сут после опыления число клеток в зародыше в 2—3 раза меньше, чем в зародыше, формирующемся в теплой камере, при разнице в размерах ок. 20 мкм. На 4-е сут число клеток меньше уже в 3—4 раза, а длина — в 1.6 раза, на 6-е сут число клеток меньше в 4 и более раз, длина — в 2.2 раза, на 8-е сут длина зародыша из холодной камеры уступает в 5 раз, на 10-е — в 8, а на 12-е — в 9 раз. Далее разница в размерах начинает сокращаться: на 14-е сут — в 8.7 раза, на 16-е — в 5.4 раза, на 20-е — в 3.4, на 30-е — в 1.2 раза. Разница в величине зародышей выравнивается лишь на 35-е сут, хотя по морфофизиологическому состоянию зародыши трех вариантов опыта еще различаются.

Итак, темпы развития зародышей пшеницы сорта Мироновская 808 в полевых условиях и, особенно, в холодной камере значительно снижены по сравнению с таковыми в оптимальных температурных условиях. В условиях поля дифференциация зародышей начинается на 8-е сут, завершается на 22-е, а 30-суточные зародыши достигают своих предельных размеров. В холодной камере эти показатели составляют соответственно 14—16, 30 и более 35 сут. Наиболее существенное отставание в развитии зародышей наблюдается на глобулярной стадии. Сначала незначительное, оно возрастает, достигая максимума незадолго до наступления дифференциации зародыша — на 12-е сут. В дальнейшем темпы роста зародышей в холодной камере постепенно возрастают и на поздних этапах эмбриогенеза уже слабо подвержены влиянию низкой температуры.

На основании морфологического анализа развития зародышей в условиях пониженной температуры можно выделить периоды, аналогичные таковым при оптимальном температурном режиме. Для сорта Мечта 1 (табл. 1): I период — развитие глобулярного зародыша (2—9 сут), II — начало дифференциации зародыша (10—14 сут), III — активный органогенез (15—20 сут), IV — завершение органогенеза (21—25 сут), V — стабилизация роста, созревание зародыша (25—35 и более сут). Продолжительность I периода увеличивается на 4 сут, II и III — на 2—3 сут. Для сорта Мироновская 808 (табл. 2) в полевых условиях: I период — 2—7 сут, II — 8—14, III — 15—20, IV — 20—30, V — 30—35 и более суток после опыления. Здесь продолжительность I периода увеличивается на 2 сут, II и III — на 3—4 сут. Тот же сорт в условиях холодной камеры: I период — 2—14 сут, II — 15—22, III — 22—30, IV — 30—35, V — более 35 сут после опыления. В этом случае продолжительность I периода возрастает на 8-е сут, II и III — на 6-е сут. Длительность IV периода у обоих сортов увеличивается менее значительно. Что касается периода созревания, то он охватывает промежуток времени после 35 сут, который в рамки опыта не попадает.

Итак, в полевых условиях по сравнению с теплой камерой продолжительность эмбриогенеза удлиняется за счет равномерного и органичного снижения темпов роста зародыша на каждом из отмеченных периодов. В холодной камере торможение роста зародыша наиболее выражено в период глобулярной стадии эмбриогенеза. Чувствительность к воздействию низкой температуры возрастает по мере роста глобулярного зародыша и достигает максимума на 2—3-е сут до наступления первых морфологических признаков дифференциации, в частности: у сорта Мечта 1 — на 8-е сут после опыления, у сорта Мироновская 808 — на 12-е сут. Морфологически это соответствует удлинению тела зародыша в сравнении с его предыдущей формой за счет усиления митотической активности клеток апикальной области зародыша и растяжения клеток подвеска. Вслед за этим разница в размерах зародышей «теплого» и «холодного» вариантов опыта начинает сокращаться, что свидетельствует о повышении темпов роста зародышей в холодной камере. Следовательно, можно полагать, что поздняя глобулярная стадия является одной из критических фаз формирования зародыша пшеницы, на которой, по-видимому, в ходе молекулярной детерминации происходят изменения качественного состояния клеток и характера межклеточных взаимодействий, что обусловливает последующий переход к видимой морфологической дифференциации зародыша. Электронно-микроскопические исследования зародыша пшеницы на поздней глобулярной стадии (Тарасенко, Банникова, 1991) обнаружили возрастание плотности рибосом в цитоплазме его клеток, пролиферацию элементов эндоплазматического ретикулума, увеличение относительного объема митохондрий и в меньшей степени пластид, лишенных крахмала, что свидетельствует об активности синтезирующего аппарата клеток, причем большей, нежели на предыдущей и последующей стадиях, где отмечаются признаки возрастающей роли автофаговых процессов в цитоплазме клеток зародыша.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова З. В. Процесс формирования зародыша озимой пшеницы в зависимости от температуры и сорта // Зап. ЛСХИ. 1962. Т. 84. С. 138—142. — *Афифи А., Эйзен С.* Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с. — *Ацци Дж.* Сельскохозяйственная экология. М.; Л.: Сельхозгиз, 1932. 344 с. — *Банникова В. П.* Межвидовая несовместимость у растений. Киев: Наук. думка, 1986. 232 с. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Илли И. Э.* Физиология формирования биологических качеств семян яровой пшеницы в условиях Восточной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 1988. 41 с. — *Кулешов Н. Н.* Формирование, налив и созревание зерна яровой пшеницы в зависимости от условий произрастания // Зап. Харьковского СХИ. 1951. Т. 7. С. 51—139. — *Модилевский Я. С., Оксиюк П. Ф., Худяк М. И.* и др. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев: Изд-во АН УССР, 1958. 336 с. — *Оксиюк П. Ф., Худяк М. И.* Влияние различных условий выращивания и опыления на эмбриологические процессы у пшеницы // Морфогенез растений / Ред. В. Г. Александров и др. М.: Изд-во МГУ, 1961. Т. 2. С. 323—326. — *Тарасенко Л. В., Банникова В. П.* Морфометрическое исследование зародышей пшеницы и ее гибрида с рожью // Цитология и генетика. 1991. Т. 24, № 4. С. 54—58. — *Яковлев М. С.* Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Тр. Ботан. ин-та им. В. А. Комарова АН СССР. 1950. Т. 1. Сер. VII. С. 121—218. — *Raghavan V.* Experimental embryogenesis in vascular plants. London: Acad. Press, 1976. 603 p.

Институт клеточной биологии и
генетической инженерии АН УССР
Киев
Мироновский НИИ селекции и семеноводства пшеницы
Мироновка

Получено 30 VII 1990

УДК 581.8 : 581.47 : 582.675

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

В. П. Серов

СТРОЕНИЕ ПЛОДА В РОДЕ *CLEMATIS* (*RANUNCULACEAE*)

V. P. SEROV. THE FRUIT STRUCTURE IN THE GENUS *CLEMATIS* (*RANUNCULACEAE*)

Изучены морфологические и анатомические особенности плода у 20 видов рода *Clematis*. На основании полученных данных делается вывод о возможности использования в целях систематики рода карпологических признаков. Особенности строения орешков, анатомии их перикарпия и семенной кожуры в ряде случаев подтверждают обоснованность выделения секций, а также могут иметь значение при диагностике видов.

Несмотря на постоянное внимание к роду *Clematis* L., создание удовлетворительной системы рода в целом наталкивается на недостаточность традиционно используемых морфологических критериев. Поэтому постоянно делаются попытки усовершенствовать диагностику использования различных методов исследования: кариологического, анатомического, палинологического, биохимического и др. До сих пор, к сожалению, в этих целях почти не используются особенности строения плодов ломоносов. Между тем анатомо-карпологические исследования Т. Б. Берестецкой (1984) и наши (Серов, 1987) показали перспективность использования карпологических признаков для диагностики как видов, так и секций рода *Clematis* s. l. В связи с этим нами было предпринято более детальное исследование видов рода, встречающихся в СССР.

Плод представителей рода *Clematis*, как и у видов других родов подсемейства *Ranunculoideae* Lotsy — многоорешек. Число орешков в таком сложном плоде варьирует в довольно широких пределах: по данным R. Fich (1970), у различных видов рода может быть от 6 до 186 плодиков в плоде. Причем наибольшее число орешков (120—186) характерно для плодов видов секции

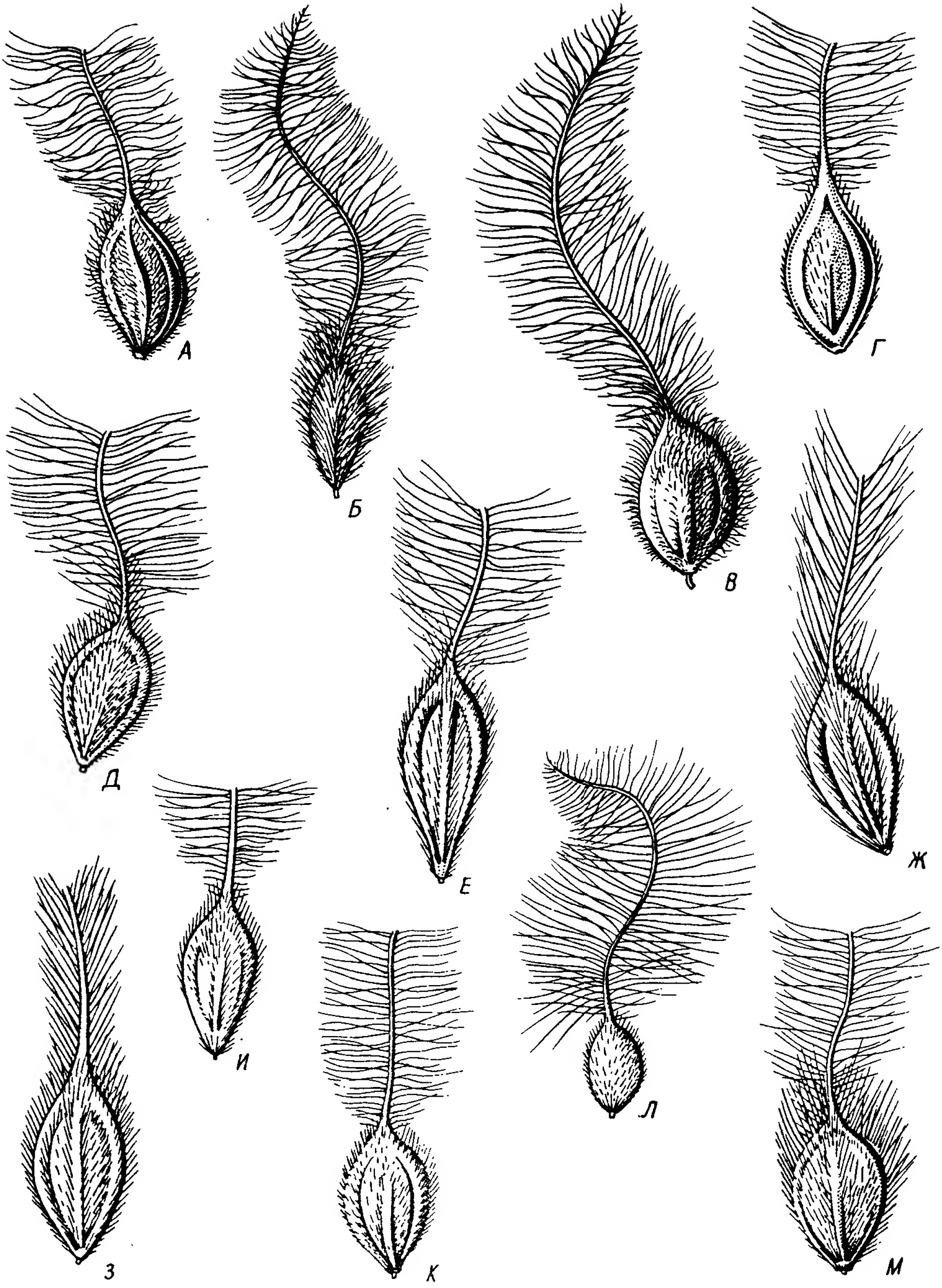


Рис. 1. Орешки видов рода *Clematis*.

Секция *Clematis*: *А — C. vitalba*; *Б — C. brevicaudata*. Секция *Aethusifoliae*: *В —* C. hexapetala. Секция Meclatis: *Г — C. glauca*, *Д — C. orientalis*, *Е — C. tangutica*, *Ж — C. sarezica*, *З — C. hilariae*, *И — C. serratifolia*. Секция *Fruticella*: *К — C. aspleniifolia*, *Л — C. ispahanica*, *М — C. songorica*.

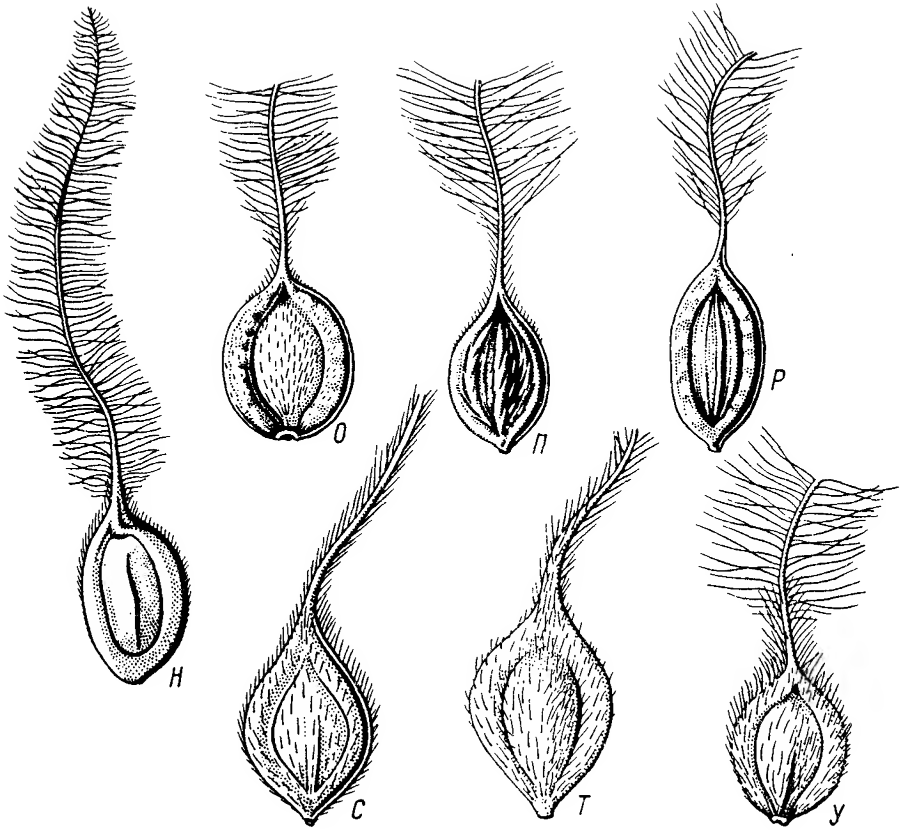


Рис. 1 (*продолжение*).

Секция *Rectae*: *Н — C. recta*, *О — C. sichotealiensis*, *П — C. mandshurica*, *Р — C. lathyrifolia*. Секция *Aethusifoliae*: *С — C. latisecta*. Секция *Viorna*: *Т — C. fusca*. Секция *Integrifoliae*: *У — C. integrifolia*.

Meclatis (Spash) Tamura, а наименьшее — для видов секций *Rectae* Serov (6—12) и *Clematis* (10—30). У представителей подрода *Viorna* Grey этот признак варьирует от 24 до 108, секции *Viticella* DC. — от 36 до 68. У видов рода *Atragene* L., близкого роду *Clematis*, в плоде от 35 до 80 орешков.

Форма плодоложа часто изменяется по мере созревания плода, она может быть почти шаровидной, полушаровидной, тупоконической, иногда, в случае большого числа орешков, например у вида *C. tangutica* (Maxim.) Korsh., продолговатой. Форма собственно орешков может быть шаровидной, яйцевидной, почти веретеновидной, клиновидной, угловатой; в большинстве случаев орешки несколько сжаты с боков, с краем (швом) в разной степени утолщенным, округлым или острым; с короткой ножкой или без нее. Форма орешков, а также их цвет и характер опушения обычно сходны у близкородственных видов (рис. 1). Для видов секций *Clematis, Meclatis, Fruticella* Tamura характерны яйцевидные или почти веретеновидные, реже продолговато-клиновидные, с едва утолщенным краем, светло-коричневые и равномерно волосистые орешки относительно небольшого размера. Более крупные, уплощенные, с заметно расширенным краем (иногда почти колесовидные), красноватые или желтоватые, реже темнобурые или темно-фиолетовые, почти голые орешки характерны для видов секций *Rectae, Viticella, Viorna, Aethusifoliae* (Tamura) Serov. У видов рода *Atragene* плодики клиновидные, темно-коричневые, с более светлым краем и, как правило, редкими волосками. Только у плодов вида *C. hexapetala* Pall. сохраняется густое блестящее опушение плодолистиков, у остальных видов оно при созревании становится редким или исчезает совсем.

Отличительной особенностью орешков почти всех представителей подтрибы *Clematidinae* Lotsy является остающийся при созревании столбик, стилодий, иногда называемый «хвостом» (англ. tail, лат. cauda), покрытый более или менее длинными лучевидно ориентированными на его оси целлюлозными волосками. Гигроскопический механизм движений «хвоста» и его волосков способствует распространению плодиков в благоприятных условиях влажности (подробнее см. Lubbock, 1982; Sitte, 1974; Патури, 1982). Орешки или целые плоды, благодаря пушистым стилодиям, используются при строительстве гнезда птицами, которые, по-видимому, являются активными распространителями диаспор ломоносов (Wille, 1917). Окраска волосков стилодия обычно серебристо-белая, но у *C. fusca* Turcz. и *Atragene ochotensis* Pall. она желтоватая или бурая. Редукция стилодия или волосков на нем рассматривается как вторичный признак (Keener, 1967). Среди видов флоры СССР короткий и голый стилодий есть только у орешков *Clematis viticella* L.

Особое внимание в своей работе мы уделили анатомическому строению перикарпия и семенной кожуры для уточнения диагностики видов рода *Clematis* флоры СССР. Были исследованы поперечные срезы орешков 20 видов, отнесенных нами к 7 секциям: *Clematis, Meclatis, Fruticella, Aethusifoliae, Rectae, Viorna, Integrifoliae* (Erickson) Serov.

Плодики представителей рода имеют хорошо выраженный перикарпий и плотно прилегающую к нему, более или менее развитую семенную кожуру. В перикарпии, как правило, можно выделить 3 слоя, различающихся функцией и формой слагающих их клеток. Это экзокарпий (наружная эпидерма), сложенный обычно плотно прилегающими друг к другу клетками; мезокарпий, представленный паренхимой или склерифицированной тканью; эндокарпий — механический слой, состоящий из клеток склеренхимы. В семенной кожуре хорошо различимы несколько слоев паренхимы, часто в различной степени облитерированной, а также внутренний, граничащий с эндоспермом, слой лигнифицированных клеток.

Из результатов изучения плодов видов рода *Atragene* (Серов, 1987) можно было ожидать, что диагностическими для видов рода *Clematis* окажутся следующие признаки: соотношение толщины перикарпия и семенной кожуры, число клеточных слоев в них, степень облитерации паренхимы, форма и размер клеток (особенно, экзо- и эндокарпия), наличие пигмента в том или ином слое, толщина кутикулы (см. также Берестецка, 1984). В связи с бóльшим разнообразием местообитаний различия в строении плодов также должны быть более четкими у видов рода *Clematis*, чем у видов рода *Atragene*.

Рассмотрим более подробно виды, представленные во флоре СССР.

Секция *Clematis*

Изучены виды *C. vitalba* и *C. brevicaudata* DC.

C. vitalba (рис. 2, *А*). Экзокарпий из толстостенных продолговатых клеток. Под ним лежат 3—4 слоя крупноклетной паренхимы. Склеренхимные клетки эндокарпия не очень крупные, с округлым просветом. Паренхима семенной кожуры 2—3-слойная, ее механический слой, состоящий из крупных толстостенных клеток, по толщине не уступает эндокарпию.

C. brevicaudata (рис. 2, *Б*). Клетки экзокарпия тонкостенные, как и верхние слои мезокарпия; сильно сплющены. Мезокарпий из 5—8 слоев паренхимных клеток, за счет большего или меньшего сжатия которых поверхность иногда неровная, как бы волнистая. Семенная кожура содержит 4—5 слоев паренхимы, иногда сильно облитерированной, а клетки ее механического слоя менее толстостенные, чем у предыдущего вида.

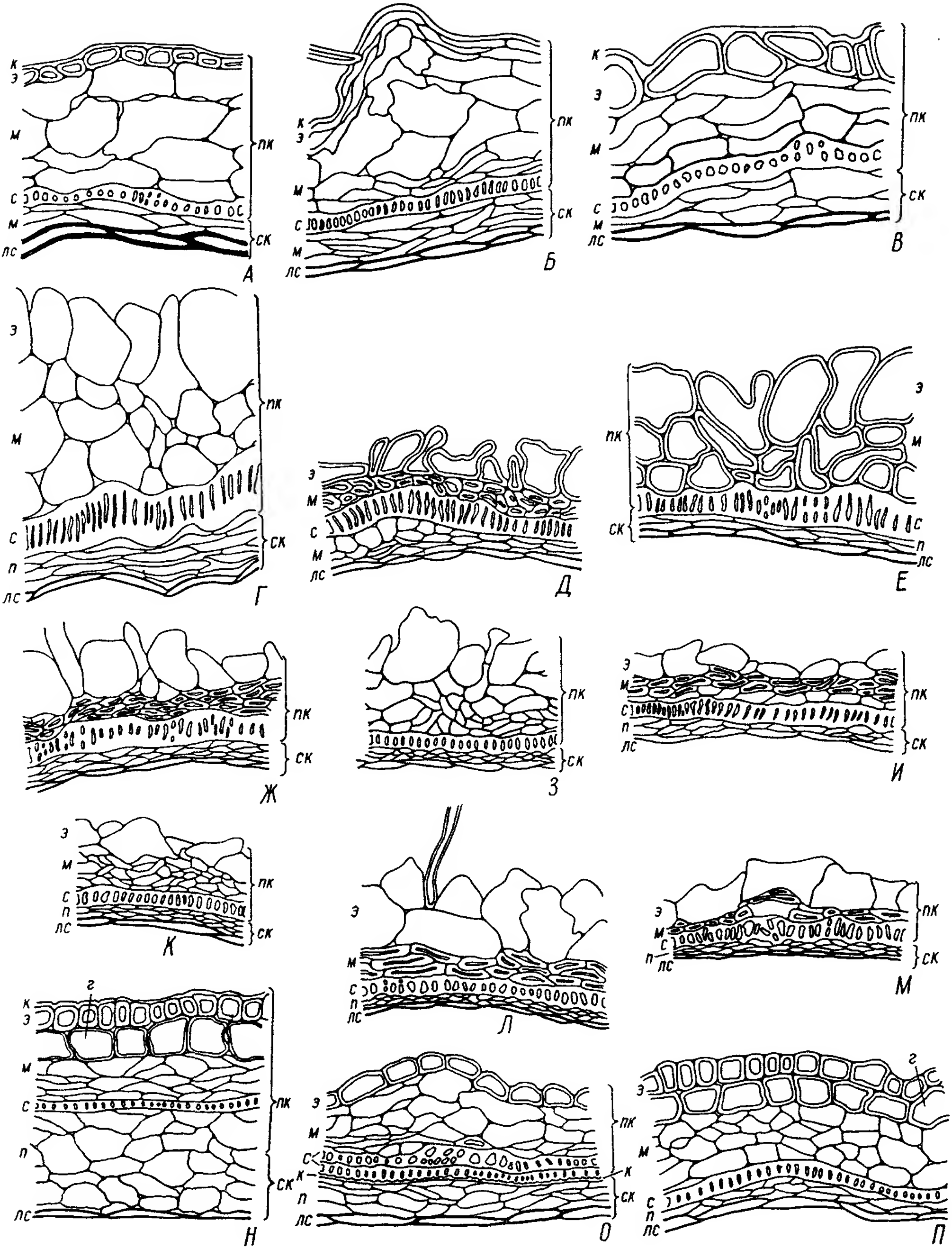


Рис. 2. Строение перикарпия и семенной кожуры видов рода *Clematis*.

Секция *Aethusifoliae*: *Ф* — *C. adrianowi*, остальные обозначения видов те же, что на рис. 1. *г* — гиподерма, *к* — кутикулярный слой, *лс* — лигнифицированный слой семенной кожуры, *м* — мезокарпий, *п* — паренхима семенной кожуры, *пк* — перикарпий, *с* — склеренхима (эндокарпий), *ск* — семенная кожура (спермодерма), *э* — экзокарпий.

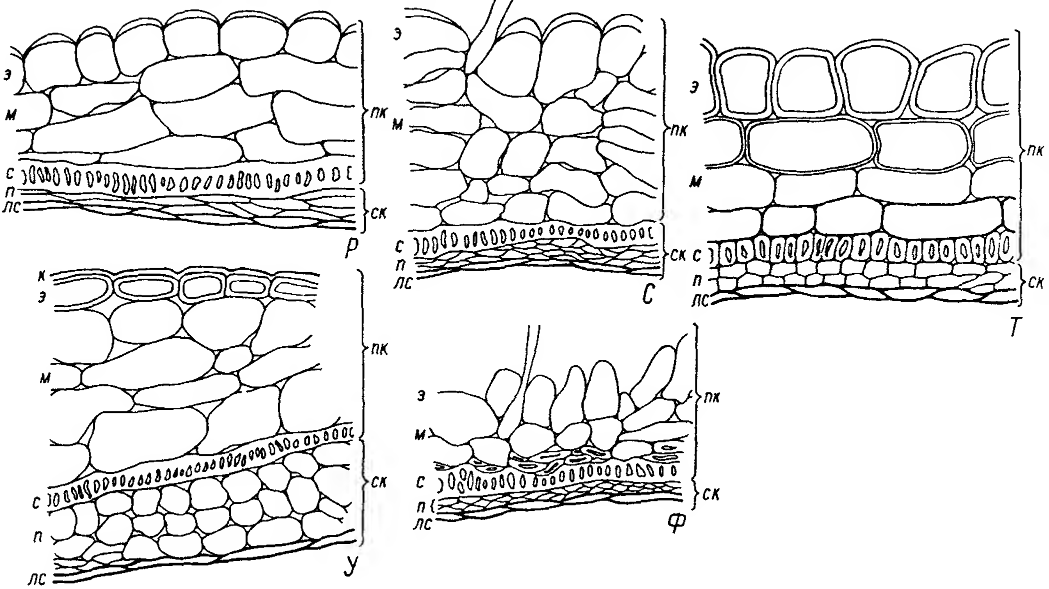


Рис. 2 (*продолжение*).

Секция *Meclatis*

Исследовано 6 видов: *C. orientalis* L., *C. glauca* Willd., *C. tangutica, C. sarezica* Iconn., *C. hilariae* Kovalevsk., *C. serratifolia* Rehd.

Клетки экзокарпия всех этих видов крупные, часто имеют неправильную форму, с выпуклой или вогнутой наружной стенкой, в зрелом состоянии, по-видимому, пустые. Мезокарпий, как правило, сложен более мелкими клетками, у многих видов в той или иной степени облитерированными, нередко с утолщенными оболочками. Эндокарпий у большинства видов мощный, сложен толстостенными клетками, более крупными, чем в секции *Clematis*, с овальным или более продолговатым и узким просветом. Семенная кожура относительно слабо развита и обычно в 3 раза уже перикарпия. Ее паренхима состоит из сильно уплощенных клеток.

C. orientalis (рис. 2, *Д*). Экзокарпий из крупных толстостенных клеток, часто причудливой формы. Клетки мезокарпия мелкие, с толстыми стенками, сильно сжатые, поэтому их полости узкие, щелевидные. Мощный эндокарпий из крупных склереид с щелевидными полостями. В семенной кожуре 3—4 слоя клеток паренхимы, округлых или более или менее уплощенных, а внутренний механический слой сложен крупными клетками с толстыми лигнифицированными стенками.

C. glauca (рис. 2, *Г*). Вид, близкий к предыдущему, но более мезофитный. Экзокарпий состоит из продолговатых почти овальных клеток, мезокарпий — из более мелких, большей частью округлых, тонкостенных клеток, а эндокарпий такой же мощный, как у предыдущего вида. Семенная кожура почти в 5 раз тоньше перикарпия, содержит 2—3 слоя вытянутых, нередко сильно уплощенных паренхимных клеток и слой слабо лигнифицированных клеток.

C. tangutica (рис. 2, *Е*). Вид был выделен M. Tamura (1956) в отдельный ряд. Клетки экзокарпия и мезокарпия крупные, толстостенные, эти 2 слоя нечетко дифференцированы. У экземпляров из Тибета (var. *obtusiuscula* Rehd. et Wils.) самый нижний слой мезокарпия, примыкающий к эндокарпию, сложен мелкими округлыми клетками. Эндокарпий так же хорошо развит как и у рассмотренных выше представителей секции. В семенной кожуре паренхима представлена 2—3 слоями вытянутых клеток, а механический слой сложен крупными клетками с толстыми стенками.

C. sarezica (рис. 2, *Ж*). Эпидермальный слой из клеток неопределенной формы, а мезокарпий сложен толстостенными облитерированными клетками, как у *C. orientalis*.

C. hilariae (рис. 2, *З*). Как и предыдущий вид, эндемик Памира. Экзокарпий, сложенный крупными клетками разнообразной формы, сочетается с мезокарпием, состоящим из более мелких клеток, относительно тонким эндокарпием и нередко сильно облитерированной семенной кожурой.

C. serratifolia (рис. 2, *И*). Единственный вид секции, распространенный на Дальнем Востоке, за пределами Центральной Азии. В строении околоплодника и семенной кожуры проявляются черты, характерные для всей секции: крупноклетный экзокарпий и мощный эндокарпий с длинными щелевидными полостями клеток. В мезокарпии, как правило, 2—3 слоя сжатых и наполненных бурым веществом клеток, но иногда клетки нижнего слоя, примыкающего к эндокарпию, тонкостенные, овально-продолговатые, нередко с цитоплазмой. Семенная кожура в 3—6 раз тоньше перикарпия, содержит 2—3 слоя обычно сильно сжатой паренхимы.

Секция *Fruticella*

Сближается нами с секцией *Meclatis*. Изучены виды: *C. ispahanica* Boiss., *C. aspleniifolia* Schrenk, *C. songorica* Bunge.

Выявлены следующие основные особенности: немногослойный перикарпий; экзокарпий из крупных тонкостенных полых клеток, часто неправильной многоугольной формы; мелкоклеточный мезокарпий; мощный эндокарпий из крупных толстостенных склеренхимных клеток с продолговатыми полостями; относительно тонкая семенная кожура.

C. ispahanica (рис. 2, *Л*). Крупные неправильной формы клетки экзокарпия часто лежат в 2 слоя; 2—3 слоя клеток мезокарпия сильно уплощены и имеют толстые стенки; клетки склеренхимы эндокарпия в сечении овальные или округлые. Паренхима семенной кожуры 2—3-слойная и часто сильно облитерирована. Семенная кожура в целом в 7—10 раз тоньше перикарпия.

C. aspleniifolia (рис. 2, *К*). Экзокарпий однослойный, наружные периклинальные стенки его клеток выпукло-округлые. Мезокарпий из 3—6 слоев мелких тонкостенных клеток. Клетки эндокарпия с продолговатыми, почти прямоугольными полостями. Семенная кожура содержит 3—4 слоя сильно сжатых клеток паренхимы и крупноклетный нижний механический слой.

C. songorica (рис. 2, *М*). Близок предыдущему. Клетки экзокарпия большей частью прямоугольной формы с более или менее ровными внешними стенками. Клетки мезокарпия обычно толстостенные, как у вида *C. ispahanica*. Клетки эндокарпия очень крупные и толстостенные. Семенная кожура содержит 2—3 слоя мелкоклетной паренхимы и слой относительно тонкостенных лигнифицированных клеток. Перикарпий в 4—6 раз толще семенной кожуры.

Секция *Rectae* (Tamura) Serov

Виды этой секции исключаются нами вслед за Tamura (1967) из секции *Clematis*, которая в узком смысле представлена кустарниковыми лианами. Виды же, включаемые нами в секцию *Rectae*, — это травянистые многолетники, иногда полувечнозеленые лианы, но чаще прямостоячие растения с ежегодно отмирающим стеблем. Их орешки имеют характерную почти колесовидную форму. Для изученных нами видов *C. recta* L., *C. mandshurica* Rupr., *C. sichotealiensis* Ulanova, *C. lathyrifolia* Bess. ex Trautv. (=*C. pseudoflamula* Schmalch. ex Lipsky) характерно то, что экзокарпий, как правило, покрыт заметным слоем кутикулы, сложен прямоугольными в сечении клетками, в которых откладывается темно-бурый пигмент. У двух видов (*C. recta* и *C. mandshurica*) отмечена гиподерма, составленная, как и эпидерма, прямоугольными, но несколько более крупными клетками. Паренхима перикарпия обычно не облитерирована. Эндокарпий составлен овальными в сечении клетками. В семенной кожуре 2—5 слоев паренхимы, иногда сильно облитерированной. Исследованные виды имеют некоторые анатомические особенности, отличающие их друг от друга.

C. recta (рис. 2, *Н*). Экзокарпий 2-слойный, состоит из толстостенных, почти квадратных в сечении клеток. Нижележащие слои мезокарпия сложены продолговатыми клетками, часть которых облитерирована. Эндокарпий тонкий, мелкоклеточный, полости клеток в сечении округлые. Семенная кожура по толщине примерно равна перикарпию или иногда несколько толще его. Ее паренхима многослойная, из крупных, содержащих ядро и цитоплазму клеток, а нижний лигнифицированный слой составлен сравнительно тонкостенными склереидами.

C. mandshurica (рис. 2, *П*). Вид очень близкий по строению листьев и соцветий предыдущему и почти не отличается от него строением перикарпия. Но у этого вида в перикарпии почти нет облитерированных клеток, более крупноклетный эндокарпий, просветы клеток которого овальные. В спермодерме 2—3 слоя облитерированной паренхимы. Поэтому у этого вида семенная кожура в 3 раза тоньше перикарпия.

C. sichotealiensis (рис. 2, *О*). Вид симпатричный *C. mandshurica*. Отличается от последнего главным образом дважды-трижды перистыми листьями, а в строении перикарпия — отсутствием гиподермы. Этот вид отличается от всех изученных нами видов родов *Clematis* и *Atragene* тем, что в его эндокарпии отмечены 2 слоя склеренхимных клеток, из которых верхний обычно несколько более крупноклетный.

C. lathyrifolia (рис. 2, *Р*). Вид юга европейской части СССР и Предкавказья, от *C. recta* отличается дважды перистыми листьями. Клетки экзокарпия почти квадратные в сечении, с более толстой выпуклой наружной периклинальной стенкой. Мезокарпий из 2—3 слоев крупных продолговатых паренхимных клеток. Клетки эндокарпия крупные, толще, чем у других видов, продолговато-овальные в сечении. Клетки паренхимы спермодермы сильно уплощенные, лежат в 2—4 слоя. В целом перикарпий намного, иногда в 4—6 раз, толще семенной кожуры.

Секция *Angustifoliae*

Представлена единственным центрально-азиатским видом *C. hexapetala* (рис. 2, *В*).

Для орешков этого вида характерно наличие полостей между перикарпием и семенной кожурой. Крупные толстостенные клетки экзокарпия покрыты толстым слоем кутикулы, в них откладывается пигмент. Мезокарпий сложен такими же крупными продолговатыми клетками паренхимы, нижний слой которой имеет несколько утолщенные стенки. Эндокарпий из крупных, округлых в сечении клеток. В семенной кожуре, которая примерно в 2 раза толще перикарпия, 2—3-слойная паренхима и нижний механический слой крупных толстостенных лигнифицированных клеток.

Секция *Viorna*

Изучен вид *C. fusca*, широко распространенный на территории советского Дальнего Востока (рис. 2, *Т*).

В его перикарпии, содержащем 5 слоев клеток, экзокарпий сложен плотно лежащими квадратными толстостенными клетками. Мезокарпий сложен крупными продолговатыми клетками, причем клетки верхнего и нижнего слоев с заметно утолщенными стенками. Эндокарпий из крупных с продолговатым просветом клеток склеренхимы. Семенная кожура содержит 2—3 слоя более или менее прямоугольных клеток паренхимы и хорошо выраженный механический слой толстостенных клеток с широким просветом; она примерно в 4 раза тоньше перикарпия.

Секция *Integrifoliae*

В СССР представлена единственным видом, изученным нами (еще 5 видов распространены в Северной Америке).

C. integrifolia L. (рис. 2, *С*). Перикарпий содержит 5, реже 6 слоев клеток. Прямоугольные и толстостенные клетки экзокарпия снаружи покрыты толстым слоем кутина. Мезокарпий сложен крупными паренхимными клетками. Клетки эндокарпия несколько сжаты и поэтому с узкими продолговатыми просветами. В семенной кожуре 3—5 слоев хорошо развитых округлых паренхимных клеток и нижний слой вытянутых лигнифицированных клеток. Семенная кожура приблизительно в 2 раза тоньше перикарпия.

Секция *Aethusifoliae*

Изучены виды *C. adrianowi* Maxim. и *C. latisecta* (Maxim.) Prantl. Их характерной чертой является неправильная форма клеток экзокарпия с выпуклой наружной стенкой.

C. adrianowi (рис. 2, *Ф*). Экзокарпий из крупных тонкостенных клеток. В 2—4-слойном мезокарпии верхние 1—2 слоя представлены паренхимой, а нижние, примыкающие к эндокарпию, как правило, несколько сжаты и склерифицированы. Эндокарпий мощный, из крупных толстостенных клеток. В семенной кожуре 2—3 слоя обычной необлитерированной паренхимы. Клетки ее лигнифицированного слоя имеют крупные полости. По строению перикарпия этот вид из полупустынь Тувы напоминает представителей секций *Meclatis* и *Fruticella*, также произрастающих в довольно засушливых условиях.

C. latisecta (рис. 2, *У*). Распространен в условиях более влажного климата Приморья и Среднего Амура. Его экзокарпий сложен крупными клетками с утолщенной выпуклой наружной стенкой. Ниже лежат 4—6 слоев паренхимных клеток более или менее продолговатой формы. Клетки эндокарпия с овальными просветами. Семенная кожура в 5—6 раз тоньше перикарпия, состоит из 3—4 слоев необлитерированной паренхимы и слоя узких лигнифицированных клеток.

Обобщая полученные результаты, мы можем сказать, что плоды видов рода *Clematis* несут ряд признаков, которые можно использовать при диагностике таксонов различного ранга. Во-первых, это признаки строения многоорешка: число и размер плодиков, их форма, опушение и цвет, длина и цвет волосков стилодия. Во-вторых, анатомические особенности строения орешков. Все виды рода имеют единый план строения околоплодника и семенной кожуры. Причем этот план тот же, что и у исследованных ранее видов рода *Atragene* (Серов, 1987). Имеются и некоторые общие для родов *Clematis* и *Atragene* особенности развития этих структур: морфологическая дифференциация мезокарпия, преобладающее развитие перикарпия над семенной кожурой, уменьшение числа слоев паренхимы и их облитерация.

Виды одной секции обычно имеют характерные для них особенности строения перикарпия и семенной кожуры. Однако не всегда можно однозначно отнести вид к той или иной секции, опираясь только на анатомию плода. Сходные особенности могут развиваться у таксонов, произрастающих в одинаковых климатических условиях. Например, характерная форма клеток эпидермы у видов секций *Meclatis, Fruticella* и *Aethusifoliae* является, по-видимому, приспособительной к аридным условиям произрастания. В иных, более благоприятных, условиях наряду с сохранением некоторых признаков (например, формы клеток экзокарпия у видов *C. serratifolia* из секции *Meclatis* и *C. latisecta* из секции *Aethusifoliae*) могут реализовываться и другие (большее число слоев паренхимы). У исследованных видов имеются различные приспособления к иссушающему действию среды: у степных и субтропических видов C. vitalba. C. integrifolia, C. hexapetala и др. — это утолщение кутикулы и клеточных оболочек эпидермы и верхних слоев мезокарпия, а у видов аридных регионов *C. orientalis, C. songorica, C. adrianowi* и др. — укрупнение клеток экзокарпия (не всегда толстостенных) и эндокарпия, утолщения стенок и облитерация нижних слоев мезокарпия и минимальное развитие семенной кожуры.

Анатомия плодов в некоторых случаях дает дополнительные признаки для диагностики видов. Например, виды секций *Rectae* и *Aethusifoliae* имеют характерные различия в дифференциации слоев перикарпия. Различные число слоев в перикарпии и отношение его толщины к толщине семенной кожуры отмечены у видов секций *Meclatis, Aethusifoliae* и др. В пользу помещения видов *C. integrifolia* и *C. fusca* в разные секции свидетельствуют различия не только в строении цветка, листьев и габитусе, но и в строении перикарпия (форма клеток эпидермы, дифференциация мезокарпия, кутикула). Вид *C. hexapetala* по строению перикарпия и спермодермы похож на виды секции *Clematis*, но отличается от них наличием полостей между перикарпием и семенной кожурой, а также формой, цветом и опушением орешков. Кроме того, он имеет ряд признаков, не встречающихся у представителей секции *Clematis*: прямостоячий, ежегодно отмирающий стебель, жесткие, восходящие, рассеченные на узкие доли листья; число чашелистиков 6—8 и еще некоторые особенности, не отмеченные в подобном сочетании у других видов рода. Так как указать хотя бы приблизительно родство этого вида представляется затруднительным, мы выделили его в отдельную секцию. Виды секции *Aethusifoliae*, сближаемые иногда с видами секций *Meclatis* и *Viorna*, по строению перикарпия более всего сходны с представителями секций *Fruticella* и *Meclatis*. Как уже указывалось, это сходство может быть обусловлено приспособлением к одинаковым условиям жизни. Но по способу рассечения листьев и тонким чашелистикам вид *C. aethusifolia* и близкие к нему виды никак не могут быть отнесены ни к одной из упомянутых секций. Поэтому предложенный Tamura (1956) ряд мы повысили в ранге (Серов, 1988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берестецка Т. Б. Порівняльно-морфологічний аналіз перикарпію і спермодерми деяких видів роду *Clematis* L. // Укр. ботан. журн. 1984. Т. 41, № 3. С. 36—40. — *Патури Ф.* Растения — гениальные архитекторы природы. М.: Прогресс, 1982. 148 с. — *Серов В. П.* Анатомо-карпологические различия между видами рода *Atragene* (*Ranunculaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 477—480. — *Серов В. П.* Система и конспект рода *Clematis (Ranunculaceae)* во флоре СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1737—1741. — *Cain S.* Foundations of plant geography. New York, 1944. 556 p. — *Fish R.* Megagametogenesis in *Clematis* and its taxonomic and phylogenetic implications // Phytomorphology, 1970. Vol. 20, N 4. P. 317—326. — *Keener C.* A biosystematic study of *Clematis* subsection *Integrifoliae (Ranunculaceae)* // Journ. Elisha Mitch. Sci. Soc. 1967. Vol. 83, N 1. P. 1—41. — *Lubbock J.* Seedlings. Vol. 1. London, 1892. 288 p. — *Sitte P.* Zellwand — Feinbau bei Flughaaren den *Clematis* // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1973, 1974, Bd 86, Hf 10—12. P. 551—561. — *Tamura* M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae.* 8 // Sci. Rep. Osaka Univ. 1967. Vol. 166, N 2. P. 21—43. — *Tamura* M. Notes on *Clematis* of Eastern Asia. 3 // Acta Phytotax. Geob. (Kyoto). 1956. Vol. 16, N 3. P. 28—36. — *Wille N. Atragene sibirica* vilebvoxende i Norge // Nord. Bot. 1917. P. 241—255.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 17 VIII 1990

УДК 582.52/572.4; 581.14; 576.3 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

М. Я. Асатрян

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *HAEMANTHUS* (*AMARYLLIDACEAE*)

M. J. ASATRIAN. THE MORPHOLOGICAL, ANATOMICAL AND BIOLOGICAL FEATURES OF SOME MEMBERS OF THE GENUS *HAEMANTHUS* (*AMARYLLIDACEAE*)

Приведена морфолого-анатомическая характеристика двух видов рода *Haemanthus*. Изучены строение и развитие луковиц. Установлено число чешуй, их тип и положение на донце, число листовых серий, время заложения листовых и цветочных зачатков.

Род *Haemanthus* относится к сем. *Amaryllidaceae*, к трибе *Haemantheae* (Traub, 1963). Объем рода до настоящего времени четко не установлен. Ряд авторов (Baker, 1888; Bailey, 1947; Dahlgreen et al., 1985) приводят 40 видов, H. P. Traub (1963) — 77, в «Urania Pflanzenreich» (1973) перечисляется 80 видов, а в «Index Kewensis with supplementum» (1895—1896) — более 100.

Гемантусы — луковичные растения с многолетними туникатными луковицами. Крупные листья двурядно-очередные, в числе 2—6, иногда более, сидячие, мясистые. Цветы не очень крупные, дл. до 5 см, белые, желтовато-розовые, оранжевые или красные. Плод — ягодовидная разрывающаяся коробочка.

Распространены гемантусы в тропической и южной Африке; один вид — *H. grandifolius Balf.* — растет в горах о-ва Сокотра. Наибольшее число видов сосредоточено на крайнем юге Южной Африки (Baker, 1888, 1896; Bailey, 1947; Traub, 1963; Nordal, 1982). Произрастают они в различных экологических условиях: в лесах, по берегам рек, на каменистых склонах гор от подножий до выс. 2000 м над ур. м.

Материал и методика

Основная цель нашей работы — изучение развития зрелой луковицы у видов гемантуса и ее анатомического строения. Исследования проводили с 1986 по 1990 г. на живых растениях коллекции в оранжерее Ереванского ботанического сада Института ботаники АН Армении. Наряду с фенологическими наблюдениями периодически в различные календарные сроки (раз в 3—4 мес брали по 1—3 растения) проводили подробный морфологический анализ методом препарирования луковиц с детальным описанием изменений, происшедших в строении надземной и подземной частей. При анализе использовали бинокулярную лупу МБС-1. Строение луковиц изображали на схеме поперечного разреза луковицы. Для анатомических исследований изготовляли временные препараты, которые зарисовывались с использованием рисовально-проекционного аппарата РА-4.

Изучены литературные сведения об эколого-географических условиях произрастания южноафриканских видов рода гемантус в природе (Baker, 1888, 1896; Riley, 1963; Traub, 1963; Ellenbecker, 1975; Dyer, 1976; Index..., 1895—1986; Bond, Goldblatt, 1984).

Результаты и их обсуждение

В коллекции Ереванского ботанического сада род *Haemanthus* представлен двумя родами: *H. albiflos* Jacq., *H. coccineus* L.

H. albiflos — гемантус белый. Взрослая луковица сплющенная, 18—25 см в окружности. Листья в числе 2—6, 15—30 см дл. и 10—13 см шир., мясистые, приподнятые, притупленные, с гладкой поверхностью и более или менее густо-

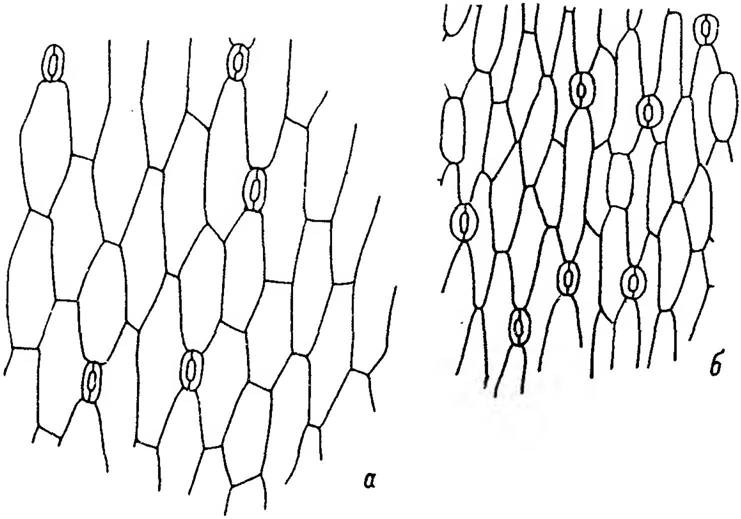


Рис. 1. Верхняя (*а*) и нижняя (*б*) эпидермы листа *Haemanthus albiflos*.

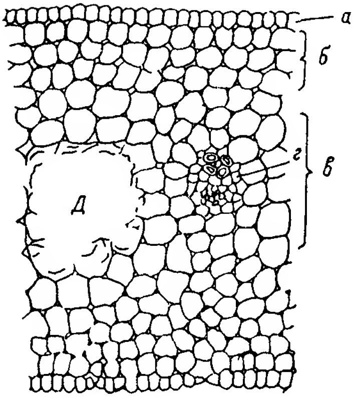


Рис. 2. Анатомическое строение листа *Haemanthus coccineus*.

а — эпидерма, *б* — ассимиляционная ткань, *в* — клетки, лишенные хлорофилла, *г* — проводящий пучок, *д* — полость.

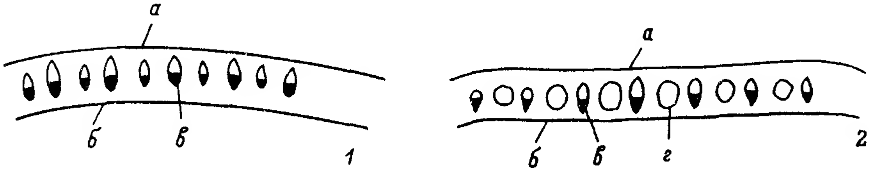


Рис. 3. Расположение проводящих пучков и полостей на поперечном срезе листа *Haemanthus albiflos* (*1*) и *H. coccineus* (*2*).

а — верхняя эпидерма, *б* — нижняя эпидерма, *в* — пучок, *г* — полость.

реснитчатыми краями. Цветонос 25—35 см дл. Соцветие — зонтик, 5 см диам. Цветы белые. Произрастают в прибрежных и центральных районах Капской провинции: Храфф Рейнет, Сомерсет-Ист, в горах Коммадагга, а также в провинции Трансвааль у р. Плат. Встречаются они в каменистых местах, между кустарниками, на высоте 600—700 м над ур. м.

H. coccineus — гемантус шарлаховый. Луковица сплющенная, 24—30 см в окружности, с сильным запахом. Листья в числе 2, 45—65 см дл. и 15—20 см шир., мясистые, с нижней стороны листа с красно-коричневыми полосами.

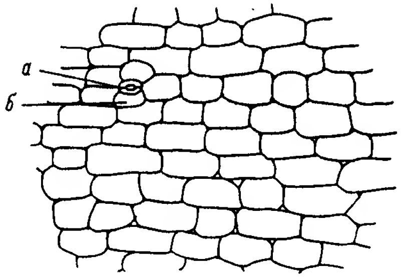


Рис. 4. Клетки эпидермы чешуи.
а — устьице, *б* — побочная клетка.

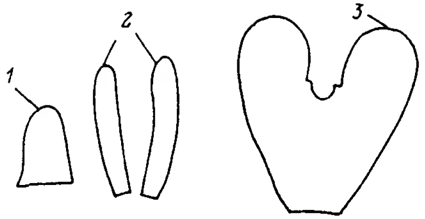


Рис. 5. Низовые чешуи *Haemanthus albiflos*.
1 — первая пленчатая, *2* — узкие, *3* — двухлопастная.

Цветонос 20—35 см дл., также в пятнах. Зонтик до 8 см диам. Цветы ярко-красные. Встречается на скалистых склонах гор Тунберга и в прибрежных районах близ г. Кейптауна.

Изучено анатомическое строение цветоноса, пластинки листа и чешуй луковицы.

Цветонос. Изучен только у *H. albiflos*. Цветонос крепкий, по форме сплюснутый, выполнен паренхимной тканью. Клетки эпидермы узкие, удлиненные, суженные к концам. В остальном строение цветоноса такое же как у других амариллисовых: под эпидермой расположены 2—3 ряда изодиаметрических паренхимных клеток, несущих хлорофилл, за ними следуют несколько рядов крупных паренхимных клеток, лишенных хлорофилла. Проводящие пучки расположены тремя кругами. Самые крупные, в числе 12—16, образуют внутренний круг; во втором круге — пучки среднего размера; в наружном — самые мелкие. Число средних и мелких пучков — 75—80.

Пластинка листа. Лист у *H. albiflos* и *H. coccineus* амфистоматный, устьица аномоцитные. Клетки эпидермы крупные, прямоугольные, особенно на верхней поверхности листа (рис. 1). Строение листа у обоих видов, как и у большинства амариллисовых, типично мезофильное: под верхней и над нижней эпидермой расположены по 3—4 ряда паренхимных хлорофиллоносных клеток. Между слоями ассимиляционной паренхимы расположены более крупные, бесцветные (лишенные хлорофилла) клетки, которые у *H. coccineus* по мере роста пластинки листа ослизняются, образуя полость, наполненную слизистым веществом (рис. 2; 3, *2*). У *H. albiflos* в пластинке листа полостей нет (рис. 3, *1*). Многочисленные проводящие пучки расположены в один ряд, при этом у *H. albiflos* крупные пучки чередуются с мелкими.

Чешуи луковицы. У видов *Haemanthus*, как у всех амариллисовых, чешуи представляют собою влагалища ассимилирующих листьев, преобразованных во вместилище питательных веществ. Клетки эпидермы верхней поверхности крупнее, чем у нижней. Устьица встречаются на обеих сторонах чешуй, при этом у обоих видов их число на нижней поверхности больше. Устьица имеют побочные клетки (рис. 4), которые примыкают к замыкающим клеткам устьица, функционально связаны с ними и отличаются по своим морфологическим особенностям. Чешуя состоит из паренхимных клеток с крахмальными зернами, при этом на нижней поверхности чешуи крахмала в клетках больше. Среди паренхимной ткани расположены отдельные клетки, лишенные хлорофилла. В направлении к верхней поверхности чешуи таких клеток больше. Многочисленные проводящие пучки расположены в один ряд, при этом у *H. albiflos* крупные чередуются с мелкими.

Строение луковиц. Анализ зрелой луковицы дает возможность установить ее структуру, емкость, количество чешуй и листьев, необходимое для перехода растения к цветению, время заложения в луковице листовых и цветочных

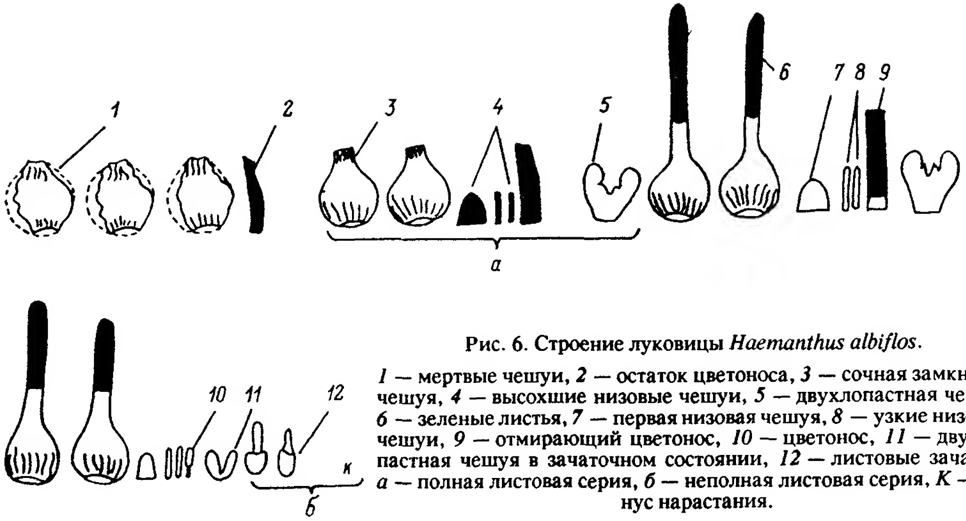


Рис. 6. Строение луковицы *Haemanthus albiflos*.

1 — мертвые чешуи, *2* — остаток цветоноса, *3* — сочная замкнутая чешуя, *4* — высохшие низовые чешуи, *5* — двухлопастная чешуя, *6* — зеленые листья, *7* — первая низовая чешуя, *8* — узкие низовые чешуи, *9* — отмирающий цветонос, *10* — цветонос, *11* — двухлопастная чешуя в зачаточном состоянии, *12* — листовые зачатки; *а* — полная листовая серия, *б* — неполная листовая серия, *К* — конус нарастания.

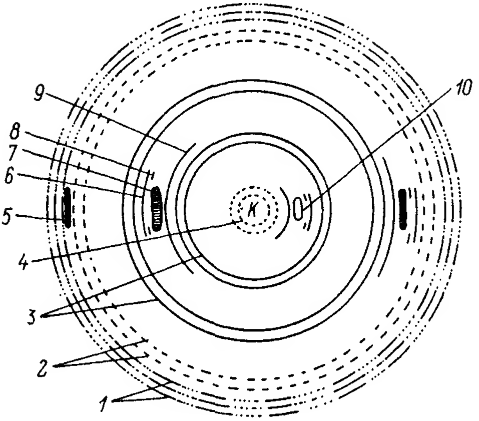


Рис. 7. Схема строения луковицы *Haemanthus albiflos* на поперечном срезе.

1 — мертвые чешуи, *2* — сочные замкнутые чешуи, *3* — зеленые листья, *4* — листовые зачатки, *5* — остаток цветоноса, *6* — первая низовая чешуя, *7* — отмирающий цветонос, *8* — узкая низовая чешуя, *9* — двухлопастная чешуя, *10* — цветонос, *К* — конус нарастания.

почек. Строение луковиц изучено у *H. albiflos* и *H. coccineus*. Данные по строению луковиц этих видов в литературе практически отсутствуют. Анализ проведен на средневозрастных растениях (более 4-х лет), так как в этом возрасте они достигают максимальной вегетативной и репродуктивной мощности. Строение луковицы подробно дается для вида *H. albiflos*. В формировании фертильной луковицы этого вида кроме оснований зеленых листьев принимают участие и низовые листья — чешуи, не имеющие зеленой пластинки. В течение каждого года происходит смена этих формаций листьев в определенной последовательности. При анализах выявлено, что через каждые два листа с замкнутым основанием следует ряд низовых, незамкнутых чешуй и цветонос. Листовая серия заканчивается цветоносом. После цветоноса закладывается еще одна низовая чешуя (рис. 5). Формирование листовых серий идет непрерывно, и в луковице можно наблюдать 3—5 полных серий, которые находятся на разных стадиях развития. Кроме того, есть и две неполные серии: одна снаружи и другая в центре луковицы (рис. 6, 7). Наружная неполная серия состоит из остатка цветоноса и меньшего числа чешуй, внутренняя — из зачаточных листьев и конуса нарастания.

Установлено, что чешуи из основания (влагалища) ассимилирующих листьев живут в среднем 4 года; они очень мясистые, при этом со стороны пластинки листа почти в 2 раза толще, чем с противоположной стороны, где края влагалища листа срастаются.

У *H. albiflos* низовые, незамкнутые чешуи четко отличаются как друг от друга, так и от низовых чешуй многих других представителей амариллисовых по размерам, строению и форме. Первая низовая чешуя пленчатая, белая, до 2.5 см дл. и 2.3 см шир. Она покрывает нижнюю часть узких чешуй и цветочную почку. У основания цветочной почки, с двух сторон закладываются две узкие чешуи до 6 см дл. и 1 см шир. После цветочной почки закладывается двухлопастная чешуя до 7 см дл. (рис. 5). Узкие и двухлопастная чешуи мясистые, и во взрослом состоянии верхняя их часть зеленоватая. Как у всех амариллисовых, у видов гемантус замечена закономерность: если по какой-либо причине не закладывается цветочная почка, то не образуются и низовые чешуи.

У *H. albiflos* цветонос и низовые чешуи закладываются в пазухах между двумя мясистыми основаниями ассимилирующих листьев, при этом всегда с противоположной стороны пластинки листа.

При анализах луковиц вида *H. coccineus* установлено, что у этого вида имеются такие же низовые чешуи, как у *H. albiflos*. Но в отличие от *H. albiflos* у *H. coccineus* все эти чешуи сравнительно маленькие, пленчатые, прозрачные. У *H. coccineus* в отличие от *H. albiflos* перед цветоносом закладывается еще лист с незамкнутым основанием — фертильный. За исключением незамкнутого основания этот лист имеет то же строение, что и другие зеленые листья. Цветонос вместе с низовыми чешуями всегда закладывается в пазухе чешуй со стороны пластинки фертильного листа. У *H. coccineus* основание ассимилирующих листьев со стороны пластинки листа также очень мясистое (0.6—1 см толщины), тогда как с противоположной стороны пленчатое, прозрачное, в отличие от *H. albiflos*, у которого противоположная сторона пластинки листа мясистая (0.3—0.5 см толщины). У *H. coccineus* нижняя поверхность основания ассимилирующих листьев с красно-коричневыми пятнами.

Рост и развитие луковицы. Дается подробно для *H. albiflos*.

Цветение *H. albiflos* приурочено к осенним месяцам (сентябрь—ноябрь), что совпадает с весенним сезоном в местах их естественного произрастания. Из каждой луковицы появляется один цветонос, рост которого продолжается почти до конца цветения. Бутоны заключены в покрывало из 6—8 продолговатых, белых, с зелеными полосками прицветников. Они остаются до полного созревания плодов, отмирая вместе с цветоносом. Число цветков в соцветии до 130. Продолжительность цветения 18—25 дней. *H. albiflos*, как и *H. coccineus*, в условиях оранжереи хорошо плодоносит. У *H. albiflos* образуются от 40 до 70 плодов. Плод оранжево-красный, 1—1.3 см диам. В плоде обычно 1—2 семени весом до 150—200 мг. Но есть и значительно мельче. Семена 0.7—0.9 см диам. и 0.8—1.1 см дл., прозрачные, бесцветные, кожура их имеет жемчужный блеск.

Особенностью семян гемантусов является высокое содержание воды. По данным К. Ю. Кострюковой (1952) семена *H. albiflos* содержат 78 % воды. Большое содержание воды в семенах имеет важнейшее значение, обусловливая способность к прорастанию без дополнительной влаги.

Из наших наблюдений выявлено, что плоды могут прорастать непосредственно на цветоносе, который к концу их созревания сгибается вниз. Поэтому высевать семена следует вскоре после сбора, так как они имеют короткий период покоя. Семена созревают в течение 30—45 дней.

Интенсивность вегетативного размножения видов *Haemanthus* слабая.

После цветения и плодоношения у гемантуса наступает неясно выраженный период покоя, во время которого следует сокращать полив. При отсутствии покоя они внешне не страдают (остаются зелеными), но, как правило, потом не цветут, или если цветут, то соцветие бывает недоразвитым. В период подземного развития происходит развитие и дифференциация зачатков листьев и соцветий, частичное отмирание старых и появление новых корней, отрастание листьев и цветоноса. Покой длится 1.5—2 мес. Согласно нашим наблюдениям, к концу цветения в луковице *H. albiflos* закладывается новый цветонос. Он будет цвести через год. Установлено, что первый цветонос у *H. albiflos* закладывается на третий год жизни, после накопления в луковице не менее 5—6 чешуй с листовыми пластинками или без них, при этом диаметр луковицы достигает 3.5 см. У *H. coccineus* первый цветонос также закладывается на третий год жизни, а следующий — к концу цветения. Сразу за цветоносом один за другим (в течение 3—4 мес) закладываются и два листовых зачатка.

Особенности строения луковицы видов гемантус могут служить для целей систематики при характеристике этих видов. Кроме того, проведенное изучение структуры луковичных растений позволило выявить ряд особенностей, имеющих большое значение для практических целей: число чешуй и листьев, необходимое для перехода растения к цветению; время заложения в луковице цветоноса; интенсивность вегетативного размножения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кострюкова К. Ю. О некоторых закономерностях в развитии живородящих однодольных растений // Науч. зап. Киев. 1952. Т. 2, вып. 8. С. 5—16. — *Baker J. G.* Handbook of the *Amaryllideae*. London, 1888. 216 p. — *Baker J. G. Amaryllideae* // Flora Capensis. 1896. Vol. 6, part 2. P. 229—242. — *Bailey L. H. Haemanthus* // The standard cyclopedia of horticultur. New York. 1947. Vol. 2. P. 1425—1427. — *Bond P., Goldblatt P.* Plants of the Cape flora // J. South African Botany. Supplementary. 1984. Vol. 13. P. 33—35. — *Dahlgreen R. M., Clifford H. T., Yeo P. F.* The families of the Monocotyledons. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer Verlag, 1985. 520 p. — *Dyer R. A.* The genera of Southern African flowering plants // Flora of Southern Africa. 1976. Vol. 2. P. 947—949. — *Ellenbecker M.* Geographical distribution of the *Amaryllidaceae*//Pl. life. 1975. Vol. 31. P. 37—48. — *Index* Kewensis with supplementum. Oxford: At the Clarendon Press, 1895—1986. — *Nordal I.* Flora of tropical east Africa. Rotterdam, 1982. 30 p. — *Riley H. P.* Families of flowering plants of Southern Africa. University of Kentucky Press, 1963. 269 p. — *Traub H. P.* The genera of *Amaryllidaceae*. California: La Jolla, 1963. 85 p. — *Urania Pflanzenreich*, Hohere Pflanzen 2. Leipzig; Jena; Berlin: Urania Verlag, 1973. 518 p.

Институт ботаники АН АрмССР
Ереван

Получено 16 VIII 1990

УДК 581.844 : 633.511

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

З. Р. Хаитова, Н. Б. Быкова, М. Ф. Абзалов

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КАРЛИКОВЫХ ЛИНИЙ *GOSSYPIUM HIRSUTUM* (*MALVACEAE*)

Z. P. KHAITOVA, N. B. BYKOVA, M. F. ABZALOV. THE MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL INVESTIGATION OF THE DWARF LINES OF *GOSSYPIUM HIRSUTUM* (*MALVACEAE*)

Изучены инбредные моногенные карликовые мутантные линии Л-501, Л-650 (мутантные гены In^{l}, Int^{n}, соответственно) и высокорослые линии Л-463, Л-458 хлопчатника *Gossypium hirsutum*. Сравнение морфолого-анатомических параметров листа и стебля Л-463 и Л-501 (линии получены из сорта Акстафа-43), Л-458 и Л-650 (линии получены из сорта Пахтаабад) выявило ряд изменений у мутантных линий, обусловленных плейотропным влиянием генов In^{l}, Int^{n}.

В настоящее время получено большое количество мутантных форм хлопчатника, которые являются ценным селекционным материалом. Признаки, измененные действием мутантных генов, могут быть самыми разнообразными, а отдельные из них могут иметь существенное хозяйственно ценное значение при отборе растений. В связи с проблемой загущенных посевов особый интерес представляют формы, характеризующиеся детерминантным типом роста главного стебля — низкорослые, карлики и с малой площадью листовой пластинки.

Изучение генетического контроля морфолого-анатомических признаков листьев и стеблей позволит успешнее решать многие проблемы селекции, в том числе и выявлять растения, способные произрастать в загущенных посевах.

В данной работе были исследованы морфолого-анатомические признаки листа и стебля растений высокорослых и карликовых мутантных линий хлопчатника.

Материал и методика

Объектом исследования послужили растения 4 инбредных линий генетической коллекции хлопчатника *Gossypium hirsutum* L., полученные в Проблемной лаборатории частной генетики хлопчатника Ташкентского гос. ун-та: Л-463 и Л-501 (линии получены из сорта Акстафа-43), Л-458 и Л-650 (линии получены из сорта Пахтаабад).

Фенотип мутантной карликовой линии Л-501 обусловлен наличием гена In^l (Integri leaf), в доминантном гомозиготном состоянии ($\mathrm{In}^l\mathrm{In}^l$) детерминирующего цельную форму листовой пластинки. У высокорослой линии Л-463 ген In^l находится в рецессивном гомозиготном состоянии ($\mathrm{in}^l\mathrm{in}^l$), форма листа — пальчато-дольчатая (Абзалов, Фатхуллаева, 1977).

Фенотип мутантной карликовой линии Л-650 обусловлен наличием гена Int^n (Inter node), в доминантном гомозиготном состоянии ($\mathrm{Int}^n\mathrm{Int}^n$) обеспечивающего сильное укорочение междоузлий (Абзалов и др., 1985). У высокорослой линии Л-458 ген Int^n находится в рецессивном гомозиготном состоянии ($\mathrm{int}^n\mathrm{int}^n$).

Материал был собран в конце июня—середине июля 1985—1987 гг. на экспериментальном участке Проблемной лаборатории частной генетики хлопчатника в г. Ташкенте. Для изучения использовали 8—9-е междоузлия и закончившие рост листья из 8—9-го узлов главного стебля. Исследования проводили по общепринятой методике на срезах свежих и фиксированных листьев и стеблей, на микроскопе Ergaval при увеличении 3.2×7, 10×40, 7×40. Рисунки и схемы получены с помощью рисовального аппарата РА-7. Цифры, характеризующие отдельные признаки (число слоев и толщину мезофилла, число устьиц и эпидермальных клеток на 1 мм^2, количество слоев клеток, составляющих ткани стебля и др.), представляют собой среднее арифметическое из 35—40 измерений, «±» в таблицах означает среднее квадратичное отклонение.

ТАБЛИЦА 1

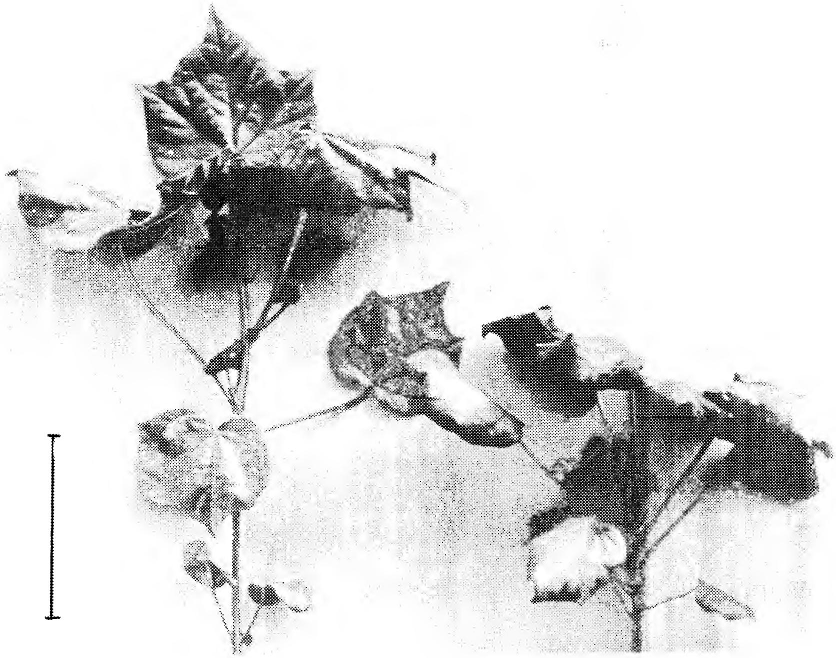
Морфологические признаки линий хлопчатника

Объект изучения	Высота главного стебля, см	Количество междоузлий	Форма листовой пластинки	Площадь листа, см^2	Особенности ветвления главного стебля
Л-463	92±14.3	18±3.4	Пальчато-дольчатая	125.72±6.8	Нормальные
Л-501	55.5±9.5	11±2	Цельная	45.7±3.2	С образованием фасциации
Л-458	99±16.5	20±3	Пальчато-дольчатая	131.64±7.6	Нормальные
Л-650	28±11.1	22±5	То же	155.71±8.19	С образованием фасциации

Результаты и их обсуждение

Растения изучаемых карликовых и высокорослых линий различаются высотой главного стебля, количеством междоузлий, формой и площадью листовых пластинок и другими признаками (табл. 1).

У растений мутантной карликовой линии Л-501 в фазу бутонизации происходило изменение порядка и скорости дифференциации пазушных меристем апикальной почки. Недифференцированные меристематические бугорки будущих боковых почек, находящиеся в пазухах листовых примордиев, образовывали меристемы второго порядка, а затем меристемы третьего и более высоких порядков. По мере развития эти разнопорядковые меристемы дифференцируются в отдельные почки. Дальнейшая дифференциация сформированных почек приводит к сво-



Слева — линия Л-458, *справа* — Л-650. Масштабная линейка — 10 см.

еобразному ветвлению главного стебля — фасциации. Рост в высоту за счет образования новых междоузлиев прекращается (Миляева и др., 1988).

В период формирования 1—7-го настоящих листьев стебель растений мутантной линии Л-650 морфологически отличается лишь меньшей длиной междоузлий (рис. 1). По мере развития, с переходом к фазам массовой бутонизации и цветения, у стебля постепенно формируются признаки, отличающие его от стебля высокорослой линии Л-458. К фазам массового цветения и плодоношения стебель Л-650 сильно утолщается, поверхность его становится ребристой, бугристой, наблюдается перекручивание и искривление. Исследователи в своих работах (Bausor, 1937; Федоров, 1954; Jacques, 1959; Шавров, 1959) в результате анализа различных форм фасциированных растений выделили ряд морфологических признаков, характеризующих явление фасциации, которые в свою очередь явились основой для определения морфологических особенностей стебля линии Л-650 как результата фасциации. Количество и длина междоузлий главного стебля растений линии Л-650 сильно различаются как в пределах одного растения, так и отдельных растений этой линии. Длина междоузлий карликовой линии Л-650 в среднем в 4—6 раз меньше, чем у Л-458. Площадь пластинки листа у мутанта Л-501 почти в 3 раза меньше, чем у линии Л-463. У мутанта Л-650 пластинка листа крупнее, чем у линии Л-458 (табл. 2). Анатомическая структура листовых пластинок у изучаемых линий в общем плане строения типична для хлопчатника. Листья покрыты однослойной эпидермой. Оболочки клеток эпидермы слабоизвилистые, прямолинейные или дугообразные. Проекция клеток 5—6-угольная, изодиаметрическая или слегка вытянутая. Над проводящими пучками клетки верхней и нижней эпидермы имеют вытянутую форму. Листья амфистоматические. Преобладает анизоцитный тип устьичного аппарата, встречается также и аномоцитный; последний с четырьмя сопутствующими клетками. Мутантным линиям Л-501 и Л-650 свойственно значительно меньшее число основных клеток и устьиц верхней и нижней эпидермы на единицу площади вследствие более крупных их размеров (табл. 2, рис. 2). Мезофилл листа изученных линий дорсивентрального строения, палисадная ткань

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели анатомической структуры листовой пластинки изучаемых линий хлопчатника

Параметр			Линия			
			Л-463	Л-501	Л-458	Л-650
Мезофилл		Толщина пластинки листа, мкм	475.2±27.1	577.5±28.7	497.9±19.1	462±25.1
		Высота палисадных клеток, мкм	169.9±14.8	191.4±13.2	207.9±17.5	226.1±15.8
		Число слоев палисадных клеток	1	1	1	1
		Число слоев губчатой паренхимы	4—5	4—5	4—5	3—4
Эпидерма	верхняя	Число устьиц на мм^2	49.69±5.15	44.02±4.95	51.34±2.06	49.48±3.92
		Число эпидермальных клеток на мм^2	278.0±12	171.13±10.3	210.31±12.78	146.39±8.3
		Длина устьиц, мкм	44.10±2.10	50.7±4.9	49.2±4.1	54.1±3.7
	нижняя	Число устьиц на мм^2	94.07±6.91	53.81±5.26	74.74±7.22	54.33±6.19
		Число эпидермальных клеток на мм^2	301.55±9.17	205.67±11.96	313.40±12.37	198.04±12.4
		Длина устьиц, мм	43.56±0.1	49.2±0.4	45.0±2.8	49.5±2.8
Коэффициент палисадности			41.73	39.01	40.36	48.63

представлена одним рядом клеток, количество слоев, составляющих губчатую паренхиму, различное. При одинаковом числе слоев мезофилла толщина пластинки листа у мутантной линии Л-501 примерно в 1.5 раза превышает таковую у линии Л-463. Указанное отличие объясняется значительно большим размером всех клеток мезофилла (рис. 3).

Лист у мутантной карликовой линии Л-650 тоньше, чем у линии Л-458. Различия определяются главным образом меньшим количеством слоев клеток губчатой ткани; высота палисадных клеток хотя и больше, но в незначительной степени, последним и объясняется больший коэффициент палисадности у мутантной линии Л-650.

Большая толщина пластинки листа при малой ее площади у мутантной линии Л-501 и противоположная зависимость тех же параметров у мутантной линии Л-650 позволяют прийти к заключению о большей ксероморфности структуры листа мутантной линии Л-501.

Стебли всех изученных линий хлопчатника обладают рядом сходных признаков анатомического строения. Они покрыты однослойной эпидермой, под которой расположена многослойная неоднородная кора. Периферические слои коры, дифференцирующиеся в уголковую колленхиму, сложены слегка вытянутыми по тангенсу стебля клетками, содержащими хлоропласты. По направлению к центру размеры клеток увеличиваются. Внутренние слои коры состоят из сильно вытянутых в тангентальном направлении клеток, более тесно прилегающих друг

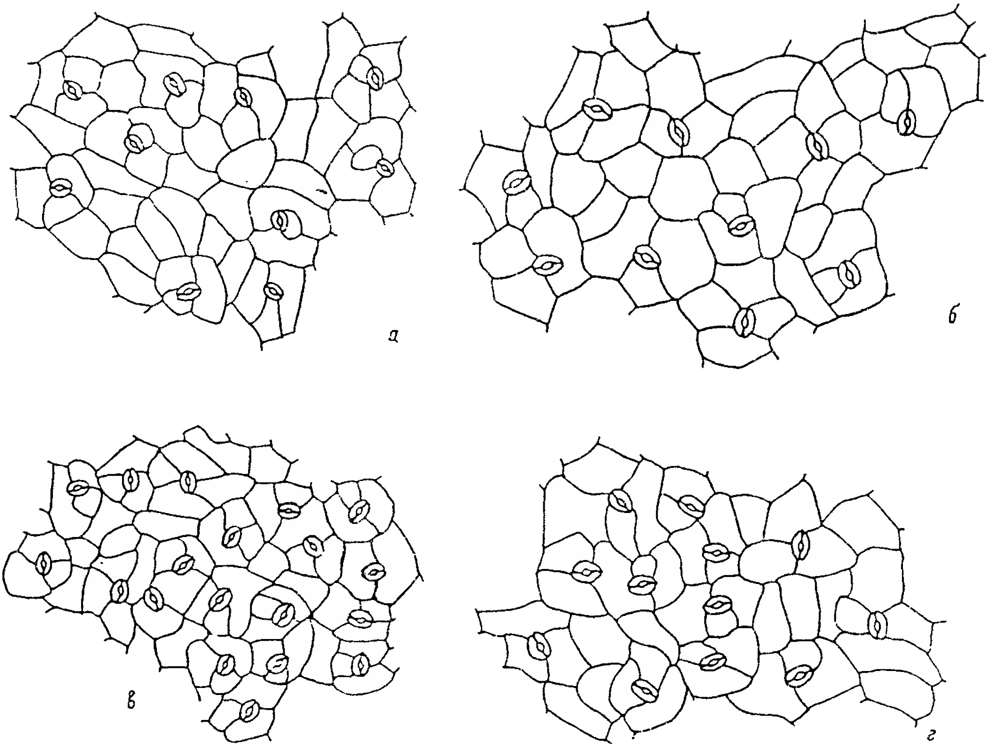


Рис. 2. Эпидерма листа.

а — верхняя (линия Л-463), *б* — верхняя (линия Л-501), *в* — нижняя (линия Л-463), *г* — нижняя (линия Л-501).

к другу. В периферической части флоэмы группы крупноклеточных первичных лубяных волокон, образующих почти замкнутое кольцо, прерываются лишь радиальными лучами. Мягкий луб состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами, лубяной паренхимы и радиальных лучей. Часть лучей расширяется во флоэме, другие остаются узкими. Многие паренхимные клетки флоэмы содержат друзы. Древесина рассеянно-сосудистая. Сосуды расположены, как правило, в радиальных цепочках; имеют округлые или угловатые просветы. Древесные волокна толстостенные, имеют узкую угловатую полость. Древесная паренхима паратрахеальная вазицентрическая и апотрахеальная скудно-диффузная. Радиальные лучи многочисленные, 1—3-рядные. Перимедуллярная зона сердцевины состоит из мелких тонкостенных клеток. Основная часть сердцевины представлена более крупными тонкостенными клетками паренхимы, среди которых встречаются мелкие. В отдельных клетках имеются друзы.

Наряду со сходными признаками были выявлены некоторые специфические анатомические особенности стебля сравниваемых линий (табл. 3). Изучение анатомического строения стебля Л-501 и Л-463 показало, что первичная кора у мутантной карликовой линии по сравнению с высокорослой шире, крупнее клетки как коровой, так и древесной паренхимы, а также клетки сердцевины. Флоэма, ксилема и сердцевина лучше развиты у линии Л-463, больше также диаметр просветов сосудов древесины.

У второй пары изучаемых линий в строении стеблей были выявлены существенные различия. У растений мутантной карликовой линии Л-650

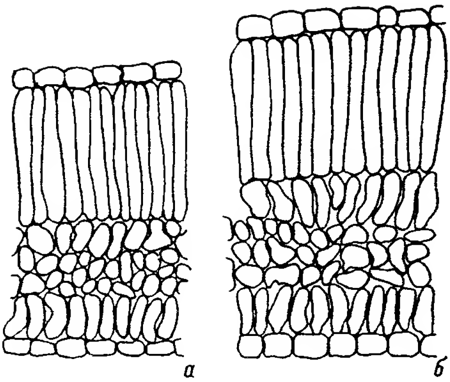


Рис. 3. Поперечный срез листовой пластинки. *а* — линия Л-463, *б* — мутантная линия Л-501.

ширина и количество рядов коры по радиусу значительно превышают таковую у растений высокорослой линии Л-458. У мутанта отмечена интересная особенность коры, выражающаяся в продолжительном делении отдельных ее клеток. Делящиеся клетки встречаются и в фазу массового цветения—плодоношения, что определяет более сильно выраженную гетерогенность коры: среди более крупных клеток встречаются участки, состоящие из мелких клеток. Наблюдаются значительные различия в ширине и в количестве рядов коры на различных участках поперечного сечения среза стебля мутантной линии Л-650, в то время как у высокорослой линии Л-458 ширина и количество рядов коры на всех участках поперечного сечения стеб-

ТАБЛИЦА 3

Количественные показатели анатомической структуры стебля изучаемых линий хлопчатника

Параметр	Линия			
	Л-463	Л-501	Л-458	Л-650
Ширина:				
коры, мкм	354±27.6	439.5±28.8	519±28.2	960; 1140; 1380; 1500; 1680; 1800; 1920
флоэмы, мкм	1326±42	1206±43.2	1525.2±66	1338.6±14.4
ксилемы	5709±34.2	4479±63.6	4713±129	6720; 6900; 7020; 7200; 7800; 8100
сердцевины, мкм	5205±74.8	3963±58.2	7486.5±55.8	5058±74.9
Число:				
рядов клеток коры	8.44±0.83	10.5±0.9	11.72±0.8	14; 18; 20; 23; 26; 30; 32
клеток сердцевины по диаметру	37±2	27.48±1.1	53±3.1	86.65±1.1
Диаметр:				
сосудов ксилемы, мкм	97—135.8	77.6—116	126.1—155	106.7—185.5
крупных клеток сердцевины, мкм	116.4—155	126.1—174.6	213.4—308.6	194—309.2
Длина:				
клеток паренхимы сердцевины, мкм	—	—	54.24±7.4	36.1±4
члеников сосудов ксилемы, мкм	—	—	181.6±24.7	139±19.3

Примечание. Знак «—» — измерения не проводились.

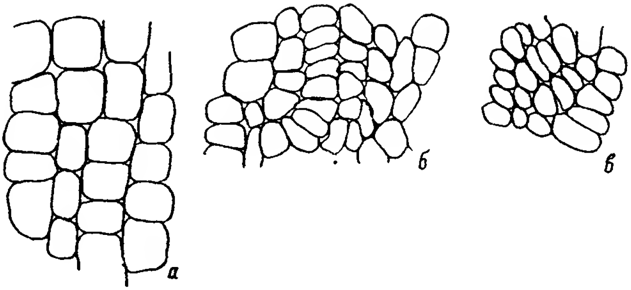


Рис. 4. Участок коры на продольном срезе.

а — линия Л-458, *б*, *в*, — мутантная линия Л-650.

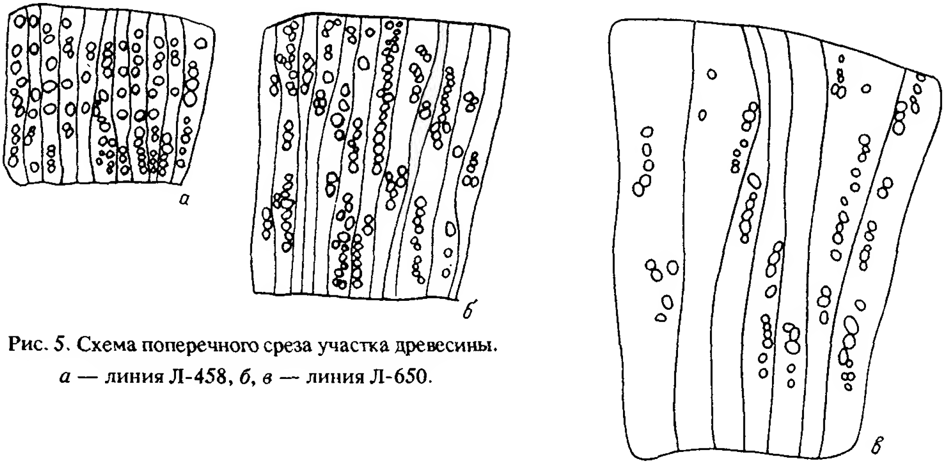


Рис. 5. Схема поперечного среза участка древесины.

а — линия Л-458, *б*, *в* — линия Л-650.

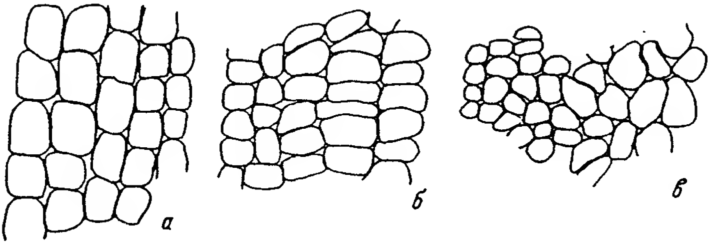


Рис. 6. Участок сердцевины на продольном срезе.

а — линия Л-458, *б*, *в* — линия Л-650.

ля одни и те же (табл. 3). Под давлением неравномерно разрастающейся древесины клетки отдельных участков коры сильно сминаются. При исследовании продольных срезов обнаруживается также наличие участков, где коровая паренхима представлена рядами клеток, расположенных под разным углом наклона по отношению к главной оси стебля. У высокорослой линии такие участки отсутствуют, все клетки располагаются ровными рядами, параллельными главной оси стебля (рис. 4). Флоэма лучше развита у высокорослой линии Л-458. Изучение древесины у растений мутантной линии Л-650 в фазу бутонизации и в более позднюю (массового цветения и начала плодоношения) выявило разницу по ширине ксилемы. У более молодых растений ширина ксилемы небольшая, а в фазу массового цветения — начала плодоношения она существенно увеличивается и в среднем в 1.5—2 раза превышает таковую у растений высокорослой линии Л-458 (табл. 3).

Приведенные данные свидетельствуют о разной степени развития отдельных участков ксилемы, которая, так же как и кора, определяет неравномерное разрастание стебля в различных направлениях, что придает извилистость очертаниям поперечного сечения и свилеватость его поверхности. У сравниваемых линий различия наблюдаются и в расположении сосудов (рис. 5). У растений линии Л-650 сосуды в кольце прироста древесины расположены неравномерно, чаще встречаются участки с небольшим количеством сосудов, в то же время имеются и такие, где сосуды располагаются с большой частотой. У растений линии Л-458 сосуды древесины распределены относительно равномерно.

По диаметру сердцевины сравниваемые линии различаются несущественно, однако у растений линии Л-650 к фазе массового цветения—плодоношения клетки сердцевины под давлением неравномерно разрастающихся тканей сильно сминаются. При изучении сердцевины на продольных срезах были выявлены отдельные участки, на которых, как это отмечалось и в коре, клетки располагались наклонно к оси стебля (рис. 6).

Измерения клеток паренхимы и сердцевины, члеников сосудов древесины, проведенные на продольных срезах, позволили сделать заключение о том, что они короче у мутантной линии Л-650 по сравнению с высокорослой (табл. 3). Но меньшая длина клеток лишь частично определяет меньшую длину междоузлий у карлика Л-650, главной причиной является то, что в среднем в 4—5 раз меньше количество клеток приходится по длине одного междоузлия.

При обсуждении вопроса о природе фасциации чрезвычайно важно разобраться, за счет каких структурных процессов осуществляется разрастание органа. Некоторыми авторами отмечено увеличение размеров фасциированного стебля за счет повышения количества структурных элементов. T. Shibura (1939), исследовавший анатомию стебля фасциированных и нормальных растений льна, указал на значительно большее число проводящих пучков у фасциированных форм. У растений подсолнечника были описаны необычные кустистые формы, причиной фасциации которых было образование множества пазушных почек, приведших к формированию большого количества пазушных корзинок (Школьник, Маевская, 1960).

Появление большого числа боковых почек и дальнейшее их развитие в период цветения приводит к образованию у мутантной линии Л-501 фасциированной верхушки главного побега.

Фасциация стебля у мутантной линии Л-650 обусловлена неравномерным развитием тканей, составляющих кору и древесину.

Заключение

В результате проведенного исследования у мутантной карликовой линии Л-501 выявлены следующие отличия от высокорослой линии Л-463: меньшая площадь листовой пластинки и большая ее толщина вследствие увеличения размеров клеток, составляющих мезофилл; меньшая ширина ксилемы и флоэмы; меньший диаметр сердцевины; развитие широкой зоны первичной коры; бóльшие размеры клеток, составляющих кору и сердцевину.

У мутантной карликовой линии Л-650 были выявлены отличия от высокорослой линии Л-458: бóльшая площадь листовой пластинки и меньшая ее толщина вследствие сокращения числа слоев губчатой ткани; фасциация стебля, причиной которой является неравномерное развитие тканей и меньшая длина междоузлий, последнее, возможно, связано с нарушением процессов, определяющих растяжение и деление клеток на начальных этапах формирования междоузлий.

При анализе гибридов F_2, полученных от скрещивания мутантов с высокорослыми линиями (Л-501×Л-463, Л-650×Л-458), у выделенных растений с мутантным фенотипом все перечисленные выше измененные признаки наследовались вместе с маркерным (цельная форма листовой пластинки у линии Л-501, карликовость главного стебля у линии Л-650), что позволяет отнести эти признаки к проявлению плейотропного действия мутантного гена In^{t} и Int^{n} соответственно.

Таким образом, полученные данные позволяют расширить сведения о спектре плейотропного эффекта гена In^l, ранее исследованного М. Ф. Абзаловым с соавторами (1979, 1980, 1985), и выявить наличие такового у мутантного гена Int^n.

Полученные в данной работе дополнительные сведения о действии мутантных генов могут быть использованы при исследованиях по созданию генетических основ селекции сортов хлопчатника для загущенных посевов с привлечением линий Л-501 и Л-650.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абзалов М. Ф., Фатхуллаева Г. Н. К генетике формы листовой пластинки // Узб. биол. журн. 1977. № 6. С. 67—69. — *Абзалов М. Ф., Фатхуллаева Г. Н.* Изучение генетической детерминации формы листовой пластинки у хлопчатника // Генетика. 1979. Т. 15, № 1. С. 110—119. — *Абзалов М. Ф., Мусаев Д. А., Фатхуллаева Г. Н.* Влияние генетической среды на проявление плейотропного эффекта гена In^l на рост главного стебля хлопчатника *Gossypium hirsutum* // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по генетике развития растений. Ташкент, 1980. С. 46. — *Абзалов М. Ф., Наджимов У. К., Мусаев Д. А., Фатхуллаева Г. Н.* Генетические аспекты роста растений хлопчатника // Рост растений и его регуляция. Кишинев: Штиинца, 1985. С. 5—9. — *Миляева Э. Л., Хаитова З. Р., Кефели В. И., Абзалов М. Ф.* Особенности роста и развития растений и дифференциация почек у мутанта хлопчатника // Физиология растений. 1988. Т. 35, № 2. С. 218—225. *Федоров А. А.* О связи и взаимосвязи некоторых аномальных структур у растений на примере *Campanula medium* // Бот. журн. 1954. Т. 39, № 1. С. 148—153. — *Шавров Л. А.* О природе фасциаций // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 4. С. 500—505. — *Школьник М. Я., Маевская А. И.* Морфологическая изменчивость растений под влиянием борной недостаточности // Бот. журн. 1960. Т. 43, № 6. С. 704—714. — *Bausor S. C.* Fasciation and its relation to problems of growth 1. Shape changes in the shoot // Bull. Torrey Bot. Club. 1937. N 64. P. 383—400. — *Jacques F.* Discussion sur la fasciation de l-ananas // Fruits, 1959. P. 39—50. — *Shibura T.* The occurence of fasciation in flax stem in relation to environment // Trop. Agric. 1939. N 11. P. 227—236.

Ташкентский государственный
университет им. В. И. Ленина

Получено 9 I 1989

УДК 581.632.2

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

М. Т. Мазуренко

ОНТОГЕНЕЗ *VACCINIUM ARCTOSTAPHYLOS* (*ERICACEAE*)

M. T. MAZURENKO. THE ONTOGENY OF *VACCINIUM ARCTOSTAPHYLOS* (*ERICACEAE*)

Vaccinium arctostaphylos — высокий кустарник, широко распространенный в лесах западного Закавказья, обладает чертами субтропических растений. В приморской Аджарии имеет 3 репродуктивных цикла, цветение и плодоношение идет круглогодично. Выделены 2 экобиоморфы: кустовидная и деревцевидная. Исследован онтогенез, выделены 3 периода и 5 фаз.

Черника кавказская *Vaccinium arctostaphylos* — кустарник, широко распространенный в западном Закавказье от нижнегорного лесного пояса до верхнего лесного предела (на высоте 2300 м над ур. м.). Она приурочена к самым разнообразным лесным формациям, наиболее обильна на высоте 600—800 м, где и находится ее экологический оптимум (Долуханов, 1980).

Это ценное ягодное растение обладает также дубильными и лекарственными свойствами (Гроссгейм, 1952; Дмитриева, 1960; Чхетиани, 1981, 1983). В лечебных целях используются не только плоды, но и листья, которые в народе завариваются как чай.

Среди черник, распространенных в северной Евразии, мы не находим видов, биоморфологически близких к чернике кавказской, тогда как в Северной Америке встречаются виды, сходные по типу ветвления с черникой кавказской. По мнению А. Г. Долуханова (1980), она ближе всего к макаронезийским видам черник, ее обособление и современное распространение сопряжено с другим древним кавказским мезофитным видом — рододендроном понтийским *Rhododendron ponticum* L.

Среди черник Советского Союза это наиболее крупный кустарник. В приморской зоне Аджарии его высота достигает иногда 4 м. С увеличением высоты над уровнем моря кусты уменьшаются, на верхнем пределе они достигают не более 50 см.

Биоморфология черники кавказской до сих пор не исследована. Имеются лишь общие данные о габитусе и вегетативном расселении горной формы (Долуханов, 1980; Чхетиани, 1983).

До интенсивного культурного освоения приморской Аджарии черника обитала в буковых и буково-каштановых лесах. В настоящее время в связи с почти полным истреблением лесов в этой зоне сохранились лишь небольшие фрагменты зарослей черники или одиночные экземпляры на северных склонах по краям чайных и цитрусовых плантаций. Судить об истинной природе этого растения в настоящее время можно лишь в заповеднике природной флоры Батумского ботанического сада, где сохранились фрагменты буково-каштанового леса. В этом заповеднике и изучался онтогенез, ритмы развития черники. Сбор материала проводился в течение 1971, 1980, 1984—1989 гг.

При описании биоморфы черники использовалась терминология, разработанная нами ранее (Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1980). В процессе работы некоторые понятия уточнялись.

За основу периодизации онтогенеза в основном принимается соотношение процессов роста и отмирания. Выделяются 3 периода. В I рост преобладает над отмиранием, во II эти процессы уравновешиваются, в III рост ослабевает, старение усиливается и в конце онтогенеза приводит к полному отмиранию организма (Мазуренко, 1986). Фазы онтогенеза выделяются на основе морфологических перестроек прежде всего системы побега формирования (СПФ).

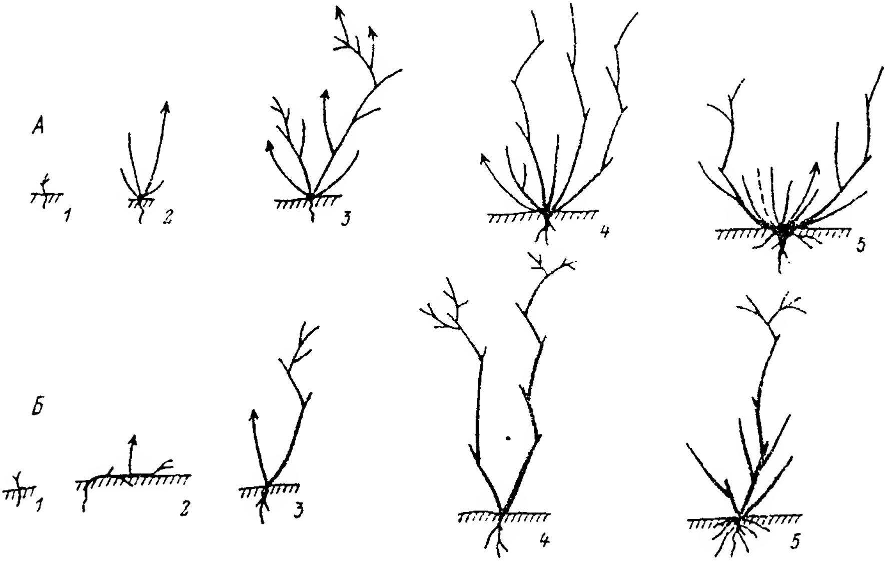


Рис. 1. Фазы онтогенеза черники кавказской.

А — экобиоморфа 1, *Б* — экобиоморфа 2. Цифры соответствуют фазам онтогенеза (см. в тексте).

На осветленных опушках преимущественно южных склонов черника — компактный шаровидный кустарник до 2 м выс. (экобиоморфа 1). Под лесным пологом она имеет деревцевидную форму до 4 м выс. (экобиоморфа 2).

Экобиоморфа 1

В онтогенезе 5 фаз. I период. 1-я фаза (1—2 г.) — одноосные проростки. 2-я фаза (2—10 лет) — рост и усиление побегов формирования, кущение, отрастание побегов формирования от зоны кущения, начало цветения и плодоношения. 3-я фаза (10—30 лет) — формирование и усиление скелетных осей, образование этажной кроны куста. II период. 4-я фаза (30—70 лет) — равновесие роста и отмирания побеговых систем, в основном систем побега формирования; фаза наибольшего плодоношения. III период. 5-я фаза (70—100, иногда до 130 лет) — прогрессирующие процессы старения, кущение эфемерных побегов формирования, в конце — полное отмирание куста (рис. 1, *А*).

1-я фаза. Черника возобновляется на нарушенных склонах, покрытых зелеными мхами обрывах, свободных от растительности обочинах тропинок, на разрушающихся и зарастающих зелеными мхами пнях. Черника — зоохор, семена ее распространяются в основном птицами. Прорастание семян надземное. На первых этапах онтогенеза она ярко выраженный бриофил (Мазуренко, Хохряков, 1986, 1989). Проростки появляются пучками, среди которых 1—2 растения усиливаются, а остальные гибнут либо в первый год, либо на второй—третий. Развертываются 2 ярко-зеленые семядоли, отмирающие по мере развертывания 2—3 настоящих листьев. Высота проростков от 1 до 2 см, листья на них остаются зимовать зелеными. Верхняя почка на первичном побеге (ПП) замирает, а в пазухе верхнего листа на второй год отрастает первый замещающий побег ветвления длиной 2—3 см. Он принимает направление роста ПП, но по мере роста от листа к листу несколько искривляется, приобретая коленчатое строение, подобно проросткам ботриостеге ветвистой *Botryostege bracteata* (Maxim.) Stapf на о-ве Кунашир (Курильские о-ва), которая также возобновляется на зарастающих мхами северных склонах.

2-я фаза. Верхняя часть ПП отмирает на 2—3 см, а на оставшейся живой его базальной части, которая полегает на 1.5 см, вырастает первый побег формирования (ПФ), высота которого 4—5 см. Он ортотропный, несет 3—4 листа, зубчатых по краю, более крупных в сравнении с листьями ПП, верхний лист самый крупный — 2×1 см. Нижняя часть ПФ на 0.5 см полегает, включаясь в зону кущения. Листья на первом ПФ не опадают в течение одного, а изредка и двух лет. На верхушке ПФ с началом следующей (четвертой) вегетации, по той же схеме, что и на ПП, возникает замещающий побег от 2 до 3 см дл. В начале роста он ортотропный, затем несколько изгибается, принимая почти горизонтальное направление. Иногда верхняя часть ПФ отмирает и тогда на плагиотропной зоне кущения вырастают новые 1—2 ПФ, равные первым. От ПП их прежде всего отличает то, что они прямые, не коленчатые. Но случается, что кроме ПФ усиленного роста в зоне кущения появляется 2—3 ослабленных небольших (1—2 см) побега такой же, как и ПП, коленчатой формы. Эти побеги почти всегда эфемерны или реже становятся более долголетними, полегают и укореняются во мхах, входя в состав зоны кущения. Иногда проростки развиваются на освещенных местах и тогда ПФ более крупные (до 5 см), а слабых эфемерных побегов в зоне кущения чаще всего не бывает. Главный корень у корневой шейки извилистый, углубляется в грунт на 4—5 см, на всем протяжении несет косо вниз направленные нитевидные всасывающие корни 2—3-го порядков.

На 4—5-й год впервые ПФ полностью отмирают, а 1—2 наиболее сильных начинают ветвиться, боковые ПФ отрастают в своей верхней части, они 1—2 см дл., косо вверх направлены. Зона кущения зарастает мхами. Отрастание более сильных ПФ продолжается. ПФ увеличиваются до 10 см, ветвятся, а затем чаще всего отмирают. Основной цикл длится всего 2—3 года. К концу фазы куст несет 4—6 СПФ, из которых 2—3 наиболее сильные.

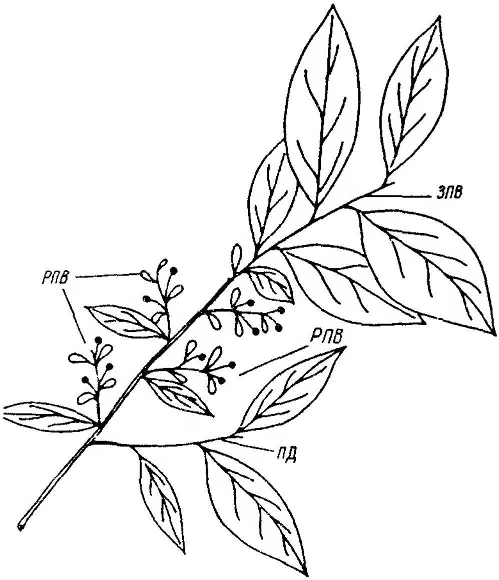


Рис. 2. Верхняя часть системы побега формирования.

ЗПВ — замещающий побег ветвления, *РПВ* — репродуктивные побеги ветвления, *ПД* — побег дополнения.

В более затененных местах развиваются растения, у которых в течение 5—10 лет отрастают слабые ПФ, одни из которых эфемерные, другие ветвятся до 2—3-го порядка, производя 2—3 года слабые, не более 0.5 см, боковые ПВ, после чего небольшие СПФ целиком отмирают. И так повторяется несколько раз. Благодаря образованию ослабленных СПФ, сменяющих друг друга, фаза растягивается до 15-летнего возраста. Затем начинают отрастать ПФ усиленного роста. Дальнейший ход онтогенеза идет без всяких признаков задержек. Онтогенетическая траектория (Мазуренко, 1987) выравнивается.

3-я фаза. В зоне кущения продолжают отрастать все более и более усиливающиеся ПФ. Наиболее крупные ПФ достигают 40 см. Кроме того, много мелких и слабых ПФ заполняют середину куста, среди них большинство эфемерные. Куст расширяется, в основании его диаметр в среднем равен 10 см, а верхней, наиболее разветвленной, части — до 30 см.

Ветвление крупных ПФ идет до 2—3-го порядка, после чего верхняя часть СПФ дуговидно изгибается и отмирает. На изгибе, в верхней части СПФ, начинают отрастать новые ПФ, а нижняя часть материнской СПФ становится стволиком, скелетной осью. ПФ, отрастающие на скелетных осях, уступают в размерах тем, что продолжают от зоны кущения, высота их не превышает 10 см. В зоне кущения СПФ крупные. На второй год основного цикла замещающие побеги ветвления ПВ, размерами до 20 см, быстро увеличивают высоту СПФ. На них в свою очередь вырастают более крупные (в сравнении с боковыми ПФ) новые замещающие ПВ. И, таким образом, составная ось резко и быстро увеличивается. Как и прежде, на второй год основного цикла в верхней части ПФ отрастают 3—4 косо вверх направленные ПВ, величина которых возрастает до 10 см. Ниже, под ПВ, обычно в средней части ПФ, отрастают специализированные укороченные репродуктивные побеги ветвления (рис. 2). Начинается цветение.

Репродуктивных ПВ в начале бывает не более 1—2. Они, как и вегетативные ПВ, отрастают в начале вегетации — в апреле или в мае. Иногда они отрастают летом, в июне—июле. Первые репродуктивные побеги не более 3 см, несут всего 2—3 цветка. На 3—4-й год основного цикла ветвление осуществляется преимущественно замещающими побегами, размеры которых убывают до 2—3 см. На ПВ 2—3-го порядков репродуктивные ПВ отрастают очень редко. Основной цикл в этой фазе еще короткий, процессы роста усилены, а репродуктивных побегов мало, преобладают все более и более возрастающие в размерах вегетативные ПВ.

Начиная со второго года основного цикла в разных частях СПФ возникают побеги дополнения (ПД). Их всегда мало и появление их носит случайный характер. Одни из них эфемерные, другие ветвятся до 3—4-го порядка. Репродуктивные ПД крайне редки, так как ПД располагаются в затененных частях кроны куста. По окончании цикла система ПД отмирает, не нарушая хода развития материнской СПФ. Основная функция системы ПД — дополнить СПФ ассимилирующей листовой поверхностью.

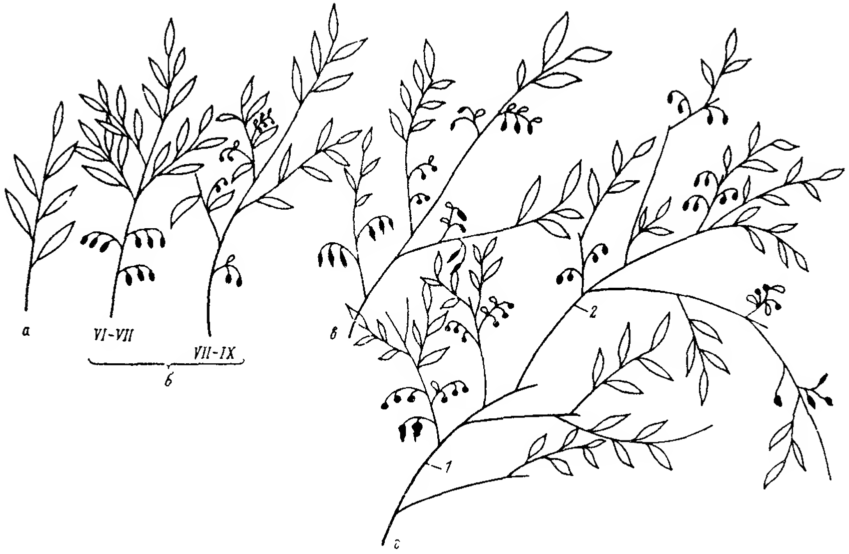


Рис. 3. Основной цикл черники кавказской.

Годы развития основного цикла: *а* — 1-й, *б* — 2-й, *в* — 3-й, *г* — 4—6-й. Система побега формирования (СПФ): *1* —материнская СПФ; *2* — дочерняя СПФ. Римскими цифрами обозначены календарные месяцы.

На дуговидно изгибающихся СПФ 1—2-го порядка появляются новые «этажи» верхних СПФ. Идет быстрое увеличение размеров куста. Отрастание ПФ в зоне кущения продолжается. ПФ достигают максимальных (в данных условиях) размеров. В зоне кущения они наиболее крупные (40—60 см), а выше в кроне равны 10—20 см. Куст приобретает шаровидную, компактную форму. При ежегодном усилении плодоношения высота куста продолжает возрастать, увеличивается длительность основного цикла. Наиболее длительно (для этой фазы) он протекает у СПФ, возникающих в зоне кущения, и длится 5—6 лет, преимущественно за счет замещающих побегов, увеличивающих размеры СПФ. В зоне кущения, как и прежде, отрастают более мелкие ПФ, заполняющие середину куста. На них не образуется репродуктивных побегов. Их основной цикл завершается на 2—3-й год.

К концу фазы корневая система сильно разветвляется. Главный корень у корневой шейки утолщается до 5 см, уходя в глубину грунта на 1 м. На глубине 3—10 см от главного корня косо вниз или горизонтально отходят крупные (50—60 см) боковые корни. Как главный корень, так и боковые корни извилистые, коричневые. Корни 3—4-го порядка более мелкие, чаще всего всасывающие. Их скопления сосредотачиваются в поверхностных горизонтах почвы и в лесной подстилке.

Основание куста — зона кущения — зарастает зелеными мхами. К 20—25-летнему возрасту высота кустов достигает 2 м, т. е. максимальных для данных условий размеров.

4-я фаза. Плодоношение становится регулярным. I период преобладающего роста, когда с каждой новой СПФ возрастали величины как ПФ, так и ПВ, сменяется II периодом — ритмичного нарастания и отмирания СПФ как в кроне куста, так и в зоне кущения. Размеры СПФ уже более не возрастают, колеблясь только в определенных рамках.

Основной цикл длится 10—15 лет. Начало ему дает крупный ортотропный ПФ. На 2-й год, в начале вегетации, обычно в апреле, в средней части ПФ вырастают 6—8 вегетативных ПВ до 30 см переходного от ПФ типа, т. е. обладающие усиленным ростом. Репродуктивные ПВ весенней генерации чаще всего отсутствуют. Самый крупный из вегетативных ПВ — верхний лидирующий замещающий побег дл. 30—40 см, всегда принимает направление роста ПФ, а ниже расположенные боковые вегетативные ПВ косо вверх направлены. Во второй половине лета, в конце июля, в августе и в продолжение всей осени, а часто и в декабре, на вегетативных ПВ 1-го порядка из 3—4 нижних пазушных почек отрастают репродуктивные побеги. Их появление часто носит нерегулярный характер, т. е. иногда их всего 1—2, в других случаях они вырастают во всех нижних почках ПФ. Они всегда укороченные (3—4 см), специализированные, могут быть безлистными или с 2—3 пленчатыми светло-зелеными листочками, несут 4—6 цветков, иногда ветвятся (рис. 3).

В течение 2-й вегетации на ПФ и на вегетативных ПВ 1-го порядка возможно образование ПД. Их появление всегда носит случайный характер. На 3-й год основного цикла реализуются верхние пазушные почки на замещающем ПВ 1-го порядка. ПВ также косо вверх направлены, достигают 10 см, а верхний замещающий всегда больше — до 15 см, продолжает резко увеличивать размеры всей СПФ. Ниже, под побегами ветвления, в средней части материнского ПВ 1-го порядка, в апреле—мае развивается 2—3, а на крупных побегах — до 6 репродуктивных побегов. Наиболее крупные (дл. до 6 см) могут нести до 6 цветков.

На 4-й год основного цикла на ослабленных вегетативных ПВ 2-го порядка отрастают только замещающие побеги, а репродуктивные единичные, они мелкие, 1—2-цветковые. И далее, на 5—6-й год ветвления СПФ идет в основном за счет замещающих побегов, а боковые появляются лишь изредка. Замещающие побеги принимают горизонтальное положение. Соседние замещающие ПВ не затеняют друг друга, обеспечивая гармоничное, мозаичное их расположение в кроне. Таким путем ветвление продолжается несколько лет. Основной цикл продолжается до 10—15 лет за счет ежегодного отрастания лишь верхних замещающих побегов 1—2 см дл. По окончании цикла периферийная, наиболее разветвленная часть СПФ — «крона» — отмирает, а ее ортотропная часть (скелетная ось) остается живой. На ней образуются 1—3 новых СПФ, возникших в течение основного цикла. Эти СПФ замещают материнскую. Скелетные оси имеют этажное строение.

В начале фазы куст насчитывает в среднем 3—5 крупных стволиков в центре куста, более мелкие располагаются на окраине и наклонены в стороны, что и создает шаровидную форму куста.

Полуосвещенные части кроны заполняют системы ПД. Побеги дополнения не превышают 10 см. Ветвление системы ПД может идти до 7-го порядка за счет мелких замещающих побегов. Репродуктивных побегов на системе ПД всегда мало.

По мере разрастания куста его середина оголяется. Здесь скапливаются отмершие, постепенно разрушающиеся части СПФ, оставшиеся после завершения цикла.

Основание куста — зона кущения продолжает медленно увеличиваться за счет все нового отрастания побегов формирования. Более слабые СПФ отмирают до основания и тогда ПФ не становятся скелетными осями, другие, наоборот, становятся скелетными осями и с годами превращаются в стволики, до 2 см диам. Когда основание куста достигает размеров 2×2 м^2, скелетные оси нижней части куста оголяются на высоту до 1 м, а крона выносится вверх. На более крутых склонах шаровидная форма кустов сохраняется, но направление роста скелетных осей различное. В верхней части куста скелетные оси плагиотропные, а в нижней — ортотропные.

Вегетативные ПВ с физически нижней (дорзальной) стороны СПФ сильно затемняются, прижимаются верхними ветвями и отмирают, а расположенные с противоположной, верхней, стороны, наоборот, усиливаются, становятся ортотропными и ветвятся до 3—5-го порядка. Новые СПФ по мере ветвления изгибаются, а затем налегают на предыдущие, соприкасаются с грунтом, но не укореняются.

У растений, обитающих на более ровных местах, а также у затененных, основание куста продолжает медленно разрастаться при сохранении постоянной высоты куста. Число скелетных осей возрастает до 40, но среди них преобладают слабые, которые начинают усыхать.

5-я фаза. (III период). Первые признаки старения выражаются в том, что на смену отмирающим СПФ в центре куста новых СПФ не возникает. В середине куста сохраняется сухостой, что прежде всего и мешает появлению новых СПФ. Это явление сродни ведьминому кольцу травянистых растений. Эфемерные ПФ и СПФ короткого, 1—3-летнего цикла отрастают ежегодно. Скелетные оси по краям куста все более изгибаются. На них отрастают ослабленные СПФ, сменяющиеся еще более слабыми, мелкими. Куст перестает расширяться к периферии. Теперь ПФ небольшие, до 20 см. На второй год на них вырастает всего один замещающий побег. Репродуктивные побеги появляются теперь редко, не дружно. И так ежегодно в течение 10 лет вырастает по одному замещающему ПВ. СПФ представляет собой единичную скелетную ось, не составленную из очередных замещающих ПВ малых размеров.

К старости учащается появление эфемерных ПФ. Верхушки стволиков отмирают, ослабленные СПФ начинают появляться все ниже по коленчатому стволику. Долговечные стволики отмирают. Затем появление эфемерных ПФ прекращается, куст засыхает.

Экобиоморфа 2

В онтогенезе 5 фаз. I период. 1-я фаза — одноосные растения (1—2 года); 2-я фаза — кущение, образование полустланичка (с 2 до 15, иногда до 20 лет); 3-я фаза — формирование скелетных осей (15—30 лет). II период. 4-я фаза — наибольшее плодоношение, ритмичное образование и затем отмирание равноценных СПФ (30—40 лет) III период. 5-я фаза — отмирание скелетных осей, конец плодоношения; в конце фазы — полная деструкция (40—70 лет).

1-я фаза. В затенении 1-я фаза онтогенеза идет так же, как и у растений на опушках, но первичный побег меньше.

2-я фаза. В начале кущения ежегодно вырастает только по одному ПФ, высота которых не превышает 5 см. ПФ отмирает до основания в 1-й год или в основании полегает на грунт. В этом случае зона кущения увеличивается на 3—4 см. Новые, также небольшие, часто слабые ПФ отмирают наполовину или почти полностью полегают, резко увеличивая зону кущения. Случается, что на грунт ложатся все ПФ, и тогда на 5—7-й год жизни все растение приобретает форму латки со стелющимися и частично погруженными в моховой покров побегами формирования. ПФ начинают ветвиться. В первый год ПФ может быть ортотропным, ПВ 1-го порядка чаще всего эфемерные. Основной цикл длится 2, реже 4 года. Полегающие ПФ, как правило, укореняются небольшими пучками придаточных корней. В местах укоренения, на расстоянии 4—7 см от корневой шейки, вырастают новые, с каждым годом усиливающиеся ортотропные ПФ. На 10—15-й год основной цикл начинает протекать так же, как в стадии кущения опушечной формы. ПФ теперь появляется регулярно по 2—4. Растение приобретает кустовидную форму. Но, в отличие от опушечных растений, зона кущения расширена, а куст менее компактный. В середине куста кроме сильных ПФ имеется несколько более слабых, цикл которых 2—3 года. Более сильные ПФ ветвятся дольше, их нижние части почти всегда становятся скелетными осями, на которые надстраиваются новые ПФ

3-я фаза. СПФ усиленного роста ветвятся до 3—4-го порядка. Плодоношение начинается в середине фазы, репродуктивные побеги появляются по одному, всегда малоцветковые. В отличие от освещенных, кустовидных растений, у затененных большая часть слабых побегов вскоре отмирает, а длительнее функционируют 1—2 крупные СПФ, нижние части которых превращаются в скелетные оси. По мере ветвления крупной СПФ на ее изгибающейся верхушке 1—2 новые СПФ образуют 2-й ярус. Затем на изгибе СПФ 2-го порядка вырастает новая СПФ, а нижняя часть СПФ 2-го порядка входит в состав основной скелетной оси. Так формируется составный стволик, на верхушке которого находится крона, похожая на разветвленную крону небольшого деревца. Плодоношение становится регулярным, но идет не так интенсивно, как у растений на опушках.

4-я фаза (II период). Рост куста в высоту продолжается. Одна СПФ перевершинивает последующую. В середине фазы деревцевидный куст может достигать 3.5, иногда 4 м в высоту. Стволики на высоту 1.5—2 м оголяются. Границы между ПФ, из которых составлен ствол, не просматриваются, зарастая пробкой. Ствол выглядит как единое целое. В кроне размеры функционирующих СПФ последовательно сокращаются. Продолжается регулярное образование все новых СПФ, равноценных отмирающим. В сравнении с опушечными растениями, у которых СПФ располагаются относительно друг друга компактно, у затененных ПВ небольшие, их меньше, а ветвление СПФ на 3—4-й год продолжается чаще всего исключительно за счет горизонтально расположенных замещающих побегов, благодаря чему периферийные части СПФ становятся более раскидистыми. В кроне этажность очень четкая и форма растения напоминает таковую рододендрона остроконечного *Rhododendron mucronulatum* Turcz. на гривах Кедровой пади в Приморье (Мазуренко, 1980).

5-я фаза (III период). В старости крона полностью деградирует, новые недолговечные СПФ начинают отрастать все ниже по стволику. В конце фазы в основании стволика ежегодно вырастает пучек эфемерных ПФ. Но в дальнейшем этот процесс все более ослабевает, ПФ начинают появляться по одному и затем процесс прекращается. Одновременно усыхает крона, затем отмирает стволик. Онтогенез заканчивается.

На первых стадиях онтогенеза черника кавказская — вечнозеленое растение, ее листья живут не менее двух лет. Листья взрослых растений живут всего один год, хотя часто сохраняются на растении вплоть до появления новой генерации листьев. По признаку долголетия листьев — это типичное зимне-зеленое растение. Вероятнее всего до плейстоценовых похолоданий черника кавказская была вечнозеленым растением. В периоды похолоданий это свойство утратилось настолько, что в настоящее время высокогорная форма черники кавказской — типичное листопадное растение, а в приморской зоне сохраняются некоторые черты вечнозелености. Строение и расположение эфемерных репродуктивных побегов подтверждает обособленное положение этого вида среди черник умеренного пояса Евразии и связь его с субтропическими и тропическими видами (Кузнецов, 1901; Тахтаджян, 1978; Долуханов, 1980), у которых боковые специализированные веточки не редкость. Специализация репродуктивных побегов дает большие преимущества в сезонном развитии. В приморской Аджарии у черники кавказской образование репродуктивных побегов может идти круглый год, что резко увеличивает возможности дессиминации. Репродуктивная сфера обособлена и не зависит от вегетативной. Следует обратить внимание на то, что рост определенных типов побегов разграничен: вегетативные ПВ, в том числе замещающий ПВ, отрастают первыми в начале вегетации, репродуктивные побеги развиваются позже, после того, как ПВ сформировались, а ПФ отрастают недружно в течение всего вегетационного периода. Резко разграничено и расположение определенных типов побегов: вегетативные ПВ располагаются на вершине материнского побега акросимподиально, репродуктивные — в середине, а ПФ — преимущественно на скелетных осях. В течение сезона возможны 2—3 генерации репродуктивных побегов — черта, также сближающая чернику кавказскую с субтропическими видами.

Обращает на себя внимание еще одна особенность черники кавказской — побегово-листовая мозаика — черта, характерная для лесных деревьев. Вероятнее всего, предковой жизненной формой черники кавказской были небольшие вечнозеленые деревья. В процессе бореализации черника трансформировалась в геоксильный кустарник.

Сравнивая онтогенез опушечной и теневой форм роста черники кавказской, обращаем внимание, что на свету она развивается как геоксильный кустарник с большим числом скелетных осей, занимающий достаточно большую площадь грунта. Теневая форма развивается вначале как факультативный стланик, а затем как прямостоячий кустарник. Немногочисленные стволики образуют рыхлый 1—2-ствольный деревцевидный куст. Но это все же кустарник, так как стволики (ствол) составлены отрезками разных СПФ, сменяющих друг друга, как и в кроне любого другого кустарника. Малое число скелетных осей (стволов) у теневой формы ведет к тому, что ее онтогенез заканчивается чуть ли не вдвое быстрее, чем у световой формы. Сопоставление длительности отдельных фаз развития у этих форм показывает, что разница в длительности онтогенеза возникает во время 4-й фазы, т. е. именно тогда, когда у световой формы происходит интенсивная смена СПФ как в кроне, так и отрастающих от основания куста. У теневой же формы СПФ сменяются лишь в кроне, новых СПФ, отходящих от основания куста, не бывает. В 4-й фазе у нее фактически существуют только те скелетные оси (стволики), что возникли в предыдущую, старение их и приводит в конце концов к смерти всего растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Растительные богатства Кавказа. М.: Изд-во МОИП, 1952. 384 с. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 1960. 447 с. — *Долуханов А. Г.* Колхидский подлесок. Тбилиси: Мецниереба, 1980. 261 с. — *Кузнецов Н. И.* Материалы для флоры Кавказа. 1901. Т. 4, вып. 1. — *Мазуренко М. Т.* Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980. 230 с. — *Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с. — *Мазуренко М. Т.* О гомеостазе онтогенеза древесных растений. V Всесоюзн. шк. по теорет. морфологии растений. Львов, 1987. С. 65—68. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 159 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* О бриофилии растений Арктики и Субарктики // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ, 1986. С. 127—138. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Бриофилы — своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 4. С. 64—73. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Чхетиани И. Д.* Значение кавказской черники в снабжении народного хозяйства Грузии ягодной продукцией // Тез. докл. респ. науч. конф. молодых ученых и аспирантов Ин-та садоводства, виноградарства и виноделия ГрузССР. Тбилиси, 1981. С. 80—82. — *Чхетиани И. Д.* Кавказская черника, ее биоэкологические особенности и хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1983. 21 с.

Батумский ботанический сад
АН ГрузССР

Получено 13 III 1990

УДК 581.44 : 582.912.4

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

В. В. Шутов

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОБЕГОВ *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*) В СООБЩЕСТВАХ РАЗНЫХ АССОЦИАЦИЙ

V. V. SHUTOV. THE CHANGES OF SHOOT MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*) IN COMMUNITIES OF DIFFERENT ASSOCIATIONS

Проанализированы многолетние данные о скорости роста, длине, облиственности побегов и размерах листьев клюквы болотной в сообществах четырех наиболее распространенных болотных ассоциаций подзоны южной тайги. Выявлены некоторые связи между морфологическими параметрами побегов и плодоношением клюквы.

Изучение морфологических параметров побегов растений в сообществах разных ассоциаций представляет научный и практический интерес для интродукции

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика болотных ассоциаций

Ассоциация	Число пробных площадей	Древостой		Относительная освещенность, %	Видовой состав напочвенного покрова и процент проективного покрытия
		состав	полнота		
Кассандрово-сфагновая с сосной (Sphagnetum pinosochamaedaphnosum)	4	10С	0.1—0.5	40—90	*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. — 50, *Andromeda polifolia* L. — 30, *Rubus chamaemorus* L. — 20, *Oxycoccus palustris* Pers. — 15, *Ledum palustre* L. — 5, *Sphagnum angustifolium* C. Jens. — 70, *S. magellanicum* Brid. — 20, *Polytrichum alpestre* Brid. — 10.
Кустарничково-пушицево-сфагновая (Sphagnetum eriophoroso-fruticulosum)	3	Единично сосна		78—96	*Chamaedaphne calyculata* — 30, *Andromeda polifolia* — 20, *Eriophorum vaginatum* L. — 30, *Rubus chamaemorus* — 20, *Oxycoccus palustris* — 20, *Ledum palustre* — 2, *Sphagnum magellanicum* — 70, *S. angustifolium* — 20, *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. — 5, *Polytrichum alpestre* — 5.
Пушицево-осоково-сфагновая (Sphagnetum eriophoroso-caricosum)	3	Единично сосна и береза		73—92	*Eriophorum vaginatum* — 50, *Carex lasiocarpa Ehrh.* — 40, *C. rostrata* Stokes. — 10, *Oxycoccus palustris* — 30, *Andromeda polifolia* — 20, *Chamaedaphne calyculata* — 5, *Ledum palustre* — 2, *Eriophorum polystachyon* L. — 2, *Sphagnum angustifolium* — 80, *S. magellanicum* — 10, *S. fallax* Klinggr. — 10.
Осоково-сфагновая с сосной и березой (Sphagnetum pinoso-betuloso-caricosum)	4	8С2Б	0.2—0.4	63—73	*Carex lasiocarpa* — 20, *C. cespitosa* L. — 40, *C. vesicaria* L. — 30, *C. rostrata* — 10, *Oxycoccus palustris* — 25, *Menyanthes trifoliata* L. — 20, *Comarum palustre* L. — 10, *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. — 5, *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille — 3, *Sphagnum angustifolium* — 70, S. *nemoreum* Scop. — 30.

Примечание. 1. В графе «Полнота» и «Относительная освещенность» приведены минимальные и максимальные значения показателей, отмеченных на пробных площадях в пределах ассоциации. 2. Для характеристики видового состава напочвенного покрова ассоциаций использованы усредненные показатели проективного покрытия по всем пробным площадям.

и ресурсоведения. В связи с введением в культуру клюквы болотной *Oxycoccus palustris* Pers. подобные исследования позволяют раскрыть особенности приспособления этого растения к разным условиям существования. При оценке ресурсов клюквы особо большое значение приобретает выявление связи между морфологическими параметрами побегов и плодоношением. Решению этих задач и посвящена данная работа.

Материал и методика

Исследования проведены в 1974—1989 гг. в Костромской (Костромской, Судиславский и Кадыйский лесхозы) и Вологодской (Дарвинский госзаповедник) областях, относящихся к центральному району подзоны южной тайги европейской части СССР. В четырех наиболее распространенных болотных ассоциациях было заложено 14 пробных площадей размером 0.2 га. Краткая характеристика болотных ассоциаций приведена в табл. 1.

В каждой ассоциации для трех наиболее характерных пробных площадей выбрали по 2—3 стационарные учетные площадки 50×50 см, на которых отмечали по 25 модельных побегов клюквы и через 1—2 недели в течение 5 вегетационных периодов замеряли их текущий прирост. На этих же площадках фиксировали повреждаемость побегов от заморозков, засухи и насекомых-фитофагов. Здесь же с целью выявления связи плодоношения с морфологическими параметрами побегов подсчитывали в период массового цветения клюквы число цветков, а в период плодоношения — число ягод.

ТАБЛИЦА 2

Средние морфологические показатели вегетативных и репродуктивных побегов клюквы (по наблюдениям на 14 пробных площадях в 1985—1989 гг.)

Морфологический параметр	Вегетативный побег		Репродуктивный побег		Критерий достоверности разности средних	
	$M \pm m$	C, %	$M \pm m$	C, %	$t_{\text{факт}}$	$t_{\text{станд}}$
Длина побега, см	18.2±1.2	51	7.1±0.4	40	8.8	2.0
Число листьев на 1 см длины побега, шт.	1.2±0.06	33	1.7±0.06	37	5.9	2.0
Длина листьев, мм	7.2±0.08	22	8.1±0.08	14	7.9	2.0
Ширина листьев, мм	4.4±0.04	20	4.1±0.05	16	4.7	2.0

Примечание. M — средняя арифметическая, m — ошибка средней арифметической, C — коэффициент вариации, $t_{\text{факт}}$ — фактический и $t_{\text{станд}}$ — стандартный критерии Стьюдента.

В 1985—1989 гг. на всех 14 пробных площадях через 2 м на протяжении маршрутных ходов, проложенных по диагоналям пробных площадей, отбирали по 50 неповрежденных годичных побегов и замеряли их длину, размеры листьев из средней части побега, подсчитывали число листьев на побеге.

Относительную освещенность на уровне полога клюквы измеряли на пробных площадях люксметром Ю-116 с селеновым фотоэлементом Ф-55С в 12—14 ч дня в условиях ясного неба в начале августа (Алексеев, 1963). Проективное покрытие видов напочвенного покрова определяли точечным способом (Браун, 1957). При обработке полученных материалов использовали математический метод сравнения средних арифметических; достоверность полученных результатов соответствует доверительному уровню 0.95 (Зайцев, 1984).

Результаты и их обсуждение

Клюква — вегетативно-подвижный кустарничек. Благодаря длинным стелющимся побегам и их быстрому укоренению она расселяется по поверхности сфагнума. Из пазушных почек этих побегов развиваются короткие, растущие вверх прямостоячие побеги, которые формируют обычно терминальную репродуктивную почку (Мазуренко, 1982; Тяк, 1982). Исходя из этого, побеги клюквы по своему функциональному значению подразделяют на вегетативные и репродуктивные. По

ТАБЛИЦА 3

Морфологические параметры побегов клюквы в сообществах разных болотных ассоциаций

Ассоциация	Средние значения параметров и их ошибка			
	длина побегов, см	число листьев на 1 см длины побега, шт.	длина листьев, мм	ширина листьев, мм
Кассандрово-сфагновая с сосной	$\frac{15.6\pm5.3}{9.8\pm1.9}$	$\frac{1.2\pm0.07}{1.4\pm0.06}$	$\frac{7.3\pm0.5}{7.1\pm0.3}$	$\frac{5.2\pm0.5}{4.3\pm0.3}$
Кустарничково-пушицево-сфагновая	$\frac{19.5\pm3.3}{8.5\pm1.9}$	$\frac{1.2\pm0.05}{1.9\pm0.08}$	$\frac{8.4\pm0.7}{8.5\pm0.5}$	$\frac{4.1\pm0.2}{3.4\pm0.2}$
Пушицево-осоково-сфагновая	$\frac{15.0\pm1.5}{8.5\pm0.9}$	$\frac{1.2\pm0.07}{1.5\pm0.08}$	$\frac{9.1\pm0.9}{10.2\pm0.4}$	$\frac{4.2\pm0.4}{4.1\pm0.3}$
Осоково-сфагновая с сосной и березой	$\frac{21.9\pm2.7}{12.7\pm1.3}$	$\frac{1.0\pm0.06}{1.3\pm0.07}$	$\frac{10.4\pm0.7}{10.5\pm0.6}$	$\frac{4.3\pm0.4}{4.9\pm0.3}$

Примечание. Числитель — вегетативные, знаменатель — репродуктивные побеги клюквы.

морфологическим параметрам они достоверно отличаются друг от друга (табл. 2). Листья вегетативных побегов оказались короче, но шире, чем листья репродуктивных. Однако различия эти прослеживаются только на массовом статистическом материале и столь малы (менее 1 мм), что вряд ли имеют какое-либо существенное значение для клюквы. Значительно бóльшие различия имеются по длине побегов и их олиственности. Вегетативные побеги в 2.6 раза длиннее репродуктивных, а по олиственности, наоборот, в 1.4 раза уступают им. Следовательно, одной из причин изменения морфологических параметров побегов клюквы в сообществах разных ассоциаций является функциональное подразделение ее побегов или, вернее, соотношение вегетативных и репродуктивных побегов в зарослях этого растения. Ясно, что от этого соотношения в сильной степени зависит и урожайность клюквы. Этот вопрос рассмотрен нами ранее (Шутов, 1986).

Как видно из табл. 2, наибольшей вариабельностью, судя по коэффициентам вариации, отличаются показатели длины побегов и олиственности (33—51 %), которые тесно связаны друг с другом. По литературным данным (Юдина, 1976; Тяк, 1982), эти показатели в основном определяются погодными условиями вегетационных периодов, что подтверждается и нашими данными. Так, в теплом и нормально увлажненном 1977 г. максимальная длина модельных побегов клюквы составила 48 см, в холодном и дождливом 1978 г. — 37, в теплом и сухом 1979 г. — 28, в умеренно теплом и влажном 1980 г. — 34. Обычно недостаток влаги сильнее сказывается на длине побегов, чем недостаток тепла.

Средние морфологические параметры побегов клюквы в сообществах разных болотных ассоциаций представлены в табл. 3. Можно отметить, что в сообществах осоково-сфагновой с сосной и березой ассоциации оказались самые длинные побеги и листья и самые широкие листья репродуктивных побегов, в сообществах кустарничково-пушицево-сфагновой ассоциации — самые олиственные репродуктивные побеги, а в сообществах кассандрово-сфагновой с сосной ассоциации — самые широкие листья вегетативных побегов. Однако эти различия средних морфологических показателей побегов клюквы в основном были недостоверными. По-видимому, это явление вызвано сложным и неоднородным составом эколого-фитоценотических факторов, действующих на клюкву в пределах каждого сообщества ассоциаций.

В 1979—1980 гг. до 80 % модельных побегов клюквы было повреждено насекомыми-фитофагами. В засушливые периоды лета до 25 % побегов засыхало в апикальной части. В отдельные годы молодые побеги клюквы на микроповышениях повреждаются поздними весенними заморозками. В силу высокой регенерационной способности клюквы все эти побеги вновь возобновляют рост, но морфологические параметры их претерпевают существенные изменения (Тяк, 1982). Влияние повреждающих побеги факторов проявлялось по-разному в сообществах разных ассоциаций: больше повреждений от насекомых зафиксировано в сообществах кассандрово-сфагновой с сосной и осоково-сфагновой с сосной и березой ассоциаций, от заморозков и засухи — в открытых местообитаниях с выраженным микрорельефом. Микрорельеф через посредство гидротермического режима (Черкасов, Шутов, 1985) в значительной степени влияет на длину побегов. Длина побегов клюквы на микроповышениях, как правило, в 1.5—2.0 раза меньше, чем в микропонижениях.

Отражается на морфологических показателях побегов и световой режим сообществ. При снижении освещенности размеры листьев увеличиваются (Буткус, Буткене, 1980). Однако достоверные различия морфологических показателей отмечаются, по нашим данным, только при разности освещенности местообитаний не менее, чем в 30 %.

Фитоценотические условия местообитаний отражаются в видовом составе сфагновых мхов, по которому в какой-то мере можно судить о морфологических параметрах побегов клюквы. Например, стационарные учетные площадки в сообществах кассандрово-сфагновой с сосной ассоциации, расположенные в одинаковых условиях освещенности (различия менее 10 %) на небольших микроповышениях (± 10 см), легко подразделяются на 2 группы: 1) со 100 % покрытием *Sphagnum angustifolium* и 2) со смешанным примерно в равных количествах покрытием *S. angustifolium* и *S. magellanicum*. Сравнительный анализ полученных данных показал, что побеги клюквы длиннее на площадках с одним видом сфагнового мха, но по числу цветков и ягод эти площадки в течение большинства лет наблюдений значительно уступали площадкам со смешанным видовым составом мхов. Причем по численности вегетативных и репродуктивных побегов клюквы достоверных различий между группами площадок не обнаружено. Ясно, что вопрос о связи видового состава сфагновых мхов с урожайностью клюквы имеет значение для выделения ее высокоурожайных зарослей, поэтому требует проведения специальных исследований в этом направлении.

Наблюдения за модельными побегами показали, что клюква характеризуется продолжительным периодом их роста — от середины мая до первой декады сентября, т. е. до массового созревания ягод. Репродуктивные побеги заканчивают рост раньше вегетативных — в середине или конце июля. Период начала роста побегов часто растянут до 15—20 дней. Отмечено, что за годами с очень продолжительным периодом роста побегов наступали года со слабым или средним уровнем плодоношения клюквы. Максимальная скорость роста любых побегов отмечается в период бутонизации и цветения клюквы, затем процессы роста замедляются. У вегетативных побегов скорость роста выше — от 2 до 6 мм в сутки, а у репродуктивных — от 0.5 до 3 мм. Меняется она и по годам: в 1974 г. у вегетативных побегов в среднем составила 3.4 мм в сутки, в 1976 г. — 2.0, в 1977 — 1.9, в 1978 — 3.6, в 1979 — 1.8, в 1980 г. — 2.0. Неурожайными были 1975 и 1979 гг., наступившие после лет с интенсивным ростом побегов. Следовательно, усиление вегетативной подвижности клюквы происходит в ущерб репродуктивному ее размножению, поэтому наличие длинных вегетативных побегов в зарослях ягодника может быть признаком невысокой их урожайности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. К методике измерения освещенности под пологом леса // Физиология растений, 1963. Т. 10, вып. 2. С. 211—218. — *Браун Д.* Методы исследования и учета растительности. М.: Иностр. лит., 1957. 316 с. — *Буткус В. Ф., Буткене З. П.* Влияние освещенности на величину и анатомическое строение листьев клюквы, брусники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР, 1980. С. 35—37. — *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с. — *Мазуренко М. Т.* Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). М.: Наука, 1982. 184 с. — *Тяк Г. В.* Развитие побегов *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 12. С. 1646—1651. — *Черкасов А. Ф., Шутов В. В.* Микроклимат местообитаний черники и клюквы в подзоне южной тайги. Пушкино, 1985. 38 с. Деп. в ЦБНТИлесхоз 31.05.1985, № 384-лх-85. — *Шутов В. В.* О связи признаков ценопопуляций *Oxycoccus palustris* Pers. с условиями местообитания и урожайностью плодов // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22, вып. 1. С. 29—37. — *Юдина В. Ф.* Рост, развитие и урожайность клюквы четырехлепестной в экстремальном 1975 году // Биологические проблемы Севера. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР, 1976. С. 259—261.

Лесная опытная станция ВНИИЛМа
Кострома

Получено 16 III 1990

УДК 581.522.5

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

Л. Е. Астрологова

ВЛИЯНИЕ СРЕЗКИ НА ВОССТАНОВЛЕНИЕ *VACCINIUM MYRTILLUS* (*ERICACEAE*) В СОСНЯКАХ ЧЕРНИЧНЫХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

L. E. ASTROLOGOVA. THE INFLUENCE OF SHOOT CUTTING ON RESTORATION OF *VACCINIUM MYRTILLUS* (*ERICACEAE*) IN BILBERRY PINE FORESTS OF THE ARKHANGELSK REGION

Рассматривается восстановление массы черники в сосняках черничных спелых с полнотой 0.5—0.8 в северной и средней подзонах тайги. Наблюдения показали, что при частичной срезке побегов черники в качестве лекарственного сырья восстановление популяции происходит в течение 3—4 лет, тогда как при полной срезке оно задерживается, и на 4-й год масса побегов составляет лишь половину по сравнению с контролем.

Среди лесосырьевых ресурсов большое пищевое и лекарственное значение имеет черника, у которой наряду с ягодами используются листья. В молодых побегах и листьях содержится глюкозид неомиртилин, применяемый при лечении диабета в начальной степени. Максимум глюкозида (2.5—3 %) накапливается к началу цветения ягодника (Полежаева, Канюкова, 1988) и практически не зависит от типа леса и климатических условий разных лет.

Материал и методика

Для комплексной эксплуатации черничников необходимо знать возможную степень сбора зеленой массы, ягод и время восстановления популяции вида после срезки. С этой целью наблюдения проводили в сосняках черничных *Pinetum myrtillosum* (по лесной типологии В. Н. Сукачева, 1930) VIII класса возраста, IV—V классов бонитета. Стационарные пробные площади расположены в сосняках черничных свежих (по динамической типологии И. С. Мелехова, 1954) северной подзоны тайги (в окр. д. Малые Карелы, Приморский р-н) и в древостоях средней подзоны тайги с полнотой 0.5—0.8 (районе ст. Емца Северной железной дороги). Состав сосняков в условиях северной подзоны — 7С2Е1Б+Ос, средняя высота ствола 18.5 м, диам. 22 см. В условиях средней подзоны — 10С+Лц, Е, Б; 9С1Лц+Б ед. Е; 8С1Лц1Б ед. Е, выс. 22 м, диам. 25 см. Почвы на участках достаточно однородные, двучленного типа: подзолы маломощные супесчаные, развившиеся на супесях, подстилаемые тяжелыми моренными суглинками. Подлесок в рассматриваемых древостоях состоит из можжевельника *Juniperus communis* L. и шиповника *Rosa acicularis* L. Общее

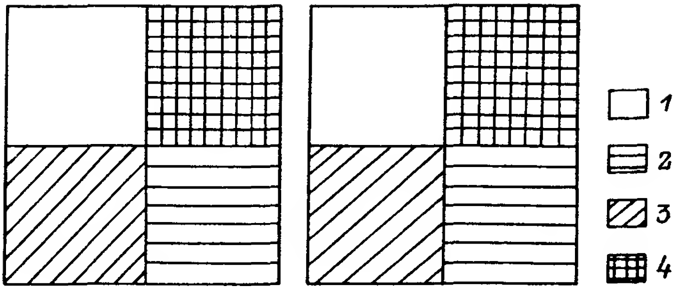


Схема расположения пробных площадок.

1 — контроль; *2* — удалено 25% побегов; *3* — удалено 50% побегов; *4* — удалено 100% побегов. Расстояние между рядами — 1 м.

проективное покрытие растений напочвенного покрова — 100 %. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует черника *Vaccinium myrtillus L.*, ее проективное покрытие 60 %, встречаемость 100 %, жизненность 3, высота парциальных кустов 22—25 см, до 70 % побегов имеют возраст 4—7 лет. К наиболее осветленным участкам и микроповышениям приурочено распространение брусники *V. vitis-idaea* L., ее покрытие составляет 10 %, встречаемость 90 %. В моховолишайниковом ярусе преобладают зеленые мхи, среди которых *Pleurozium schreberi* Mitt. имеет покрытие 60 %, встречаемость 100 %.

В исследуемых фитоценозах запасы сухой надземной массы определяли по проективному покрытию черники. Для этого на ЭВМ «Искра-1256», используя программу, реализующую метод наименьших квадратов, устанавливали зависимость между массой и покрытием растений, которая выражается степенной функцией $y=ax^b$, где y — воздушно-сухая масса растений в граммах, x — проективное покрытие в процентах. В сосняках черничных средней подзоны тайги эта зависимость выражается уравнением: при полноте 0.6—27.621 $x^{1.135}$, при полноте 0.7—22.726 $x^{0.748}$, при полноте 0.8—24.574 $x^{1.021}$.

Для определения допустимой степени эксплуатации ягодников по диагонали пробной площади древостоя закладывали на равном расстоянии экспериментальные площадки размерами 1×1 м двумя рядами по 20 шт. в каждом. Метровую площадку разбивали на 4 квадрата по 0.25 м^2, один из которых оставался контрольным, а на втором все побеги черники срезали полностью и определяли среднее статистическое количество их на площадке. На двух оставшихся квадратах в соответствии с полученными данными методом случайного отбора срезали соответственно 25 и 50 % побегов черники (см. рисунок). В одном ряду на метровых площадках удаление побегов проводилось через 3 года, на втором — через 4.

Результаты и обсуждение

По полученным ранее данным (Астрологова, 1978), запасы абсолютно сухой надземной массы черники в средней подзоне тайги составляют ок. 1 т/га, из них листьев и плодов — 23 %; таким образом, в спелом сосняке черничном можно ежегодно заготовлять в качестве лекарственного сырья до 100 кг/га листьев.

Полная эксплуатация зарослей черники, т. е. с использованием листьев и плодов, отражается на темпах роста и восстановления кустарничка. По нашим наблюдениям, уже через год после удаления части побегов у черники изменяется интенсивность прироста. В условиях как средней, так и северной подзон тайги 25 %-ное изреживание ягодника приводит к увеличению годичного прироста, а полная срезка побегов, наоборот, к снижению (табл. 1). Изреживание влияет не только на прирост однолетних побегов, но и на высоту парциальных кустов (табл. 1).

Однако при любой степени срезки черника остается доминирующим видом в напочвенном покрове фитоценозов. Брусника, имея встречаемость 90 %,

ТАБЛИЦА 1

Прирост побегов черники через год после срезки

Степень срезки, %	Высота парциальных кустов, см		Прирост побегов, см	
	северная подзона	средняя подзона	северная подзона	средняя подзона
Контроль	22±2.0	25±2.3	12.0±1.4	12.8±1.4
25	23±2.4	26±2.2	13.6±1.3	15.0±1.2
50	22±2.6	24±2..	11.7±1.2	12.7±1.3
100	20±2.1	23±2.3	9.8±1.0	10.5±1.2

ТАБЛИЦА 2

Восстановление надземной массы ценопопуляции черники через 3 года после срезки

Степень срезки, %	Масса, г			
	срезанная		восстановленная	
	северная подзона	средняя подзона	северная подзона	средняя подзона
100	12.9±1.50	15.81±1.70	2.87±0.36	5.9±0.63
50	5.7±0.43	6.73±0.81	9.92±1.08	10.31±1.08
25	3.9±0.40	3.78±0.49	12.54±1.28	13.7±1.62
Контроль	—	—	14.01±1.27	15.02±1.74

ТАБЛИЦА 3

Восстановление надземной массы ценопопуляции черники на 3—4-й год после срезки в условиях северной подзоны тайги

Степень срезки, %	Процент восстановления						Число плодов, шт/м^2	
	средний		максимальный		минимальный			
	годы после срезки							
	3-й	4-й	3-й	4-й	3-й	4-й	3-й	4-й
100	20.5	40.8	50.7	65.5	15.3	38.7	0	2±0.3
50	70.8	90.5	98.0	103.5	55.5	69.1	5±0.6	7±0.6
25	90.0	100.0	104.0	112.3	68.7	85.2	10±1.1	11±1.1
Контроль							8±0.9	6±0.3

даже при полном удалении побегов черники не увеличивает своего обилия. Исследования режима эксплуатации популяций черники проводились ранее в древостоях Карелии (Белоногова, Зайцева, 1977; Зайцева, Сарафанова, 1979). Они показали, что популяция черники под пологом ельника черничника на площадках 1×1 м восстанавливается через 5 лет даже при сплошной срезке парциальных кустов. По нашим данным, в условиях спелых сосняков черничных на экспериментальных квадратах через 3 года после срезки масса черники восстанавливается неодинаково в зависимости от степени изреживания.

В условиях северной подзоны тайги при удалении 25 % побегов ценопопуляция восстанавливает свои запасы на 90 % (табл. 2). При 50 %-ном прореживании возобновляется 70 % ее массы, а полная срезка зеленой части кустарничка замедляет темпы роста, и в результате через 3 года масса черники составляет только 20 % по сравнению с контролем. На 4-й год после заложения опыта с удалением 25—50 % побегов фитомасса черники практически полностью восстановилась на всех площадках. Срезка 100 % надземной части кустарничка спустя 4 года продолжает отрицательно влиять на развитие клонов и дает в среднем только 40 % прироста фитомассы ценопопуляции по сравнению с контролем (табл. 3). Изреживание влияет не только на изменение темпов роста, но и способствует увеличению числа побегов в парциальном кусте за счет развития спящих почек. Так, наблюдения, проведенные в Карелии (Зайцева, Сарафанова, 1979), показали, что при 25 %-ной срезке число побегов черники через год (а при 50 %-ной — через 2 года) вдвое превышает исходное. На наших пробных площадях учет числа побегов не проводился, но косвенно это подтверждается тем фактом, что на ряде учетных квадратов масса черники оказалась выше, чем на контроле (табл. 3, 4). Изреживание парциальных кустов оказывает влияние на плодоношение ягодников. При сплошной срезке эти ценопопуляции черники в течение 3 лет не образуют плодов (табл. 3), так как, по нашим данным (Астрологова, Наквасина, 1982), плодоносящими являются в основном побеги 4—7-летнего возраста. При удалении половины побегов урожай ягод на 3-й год восстанавливается и по числу плодов приближается к контролю. 25 %-ная срезка благоприятно сказывается на плодоношении кустарничка, так как способствует увеличению числа плодов на пробной площади по сравнению с контролем. Эти преимущества сохраняются в ценопопуляциях и на 4-й год (табл. 3).

ТАБЛИЦА 4

Восстановление надземной массы популяции черники на 3—4-й год после срезки в условиях средней подзоны тайги

Полнота древостоя	Степень срезки, %	Процент восстановления						Число плодов, шт/м²	
		средний		максимальный		минимальный			
		годы после срезки							
		3-й	4-й	3-й	4-й	3-й	4-й	3-й	4-й
0.6	100	39.1	56.4	84.0	100.0	28.5	40.5	0	0
	50	69.9	95.5	108.0	112.0	56.6	87.0	9±0.7	5±0.4
	25	90.8	102.0	114.5	110.6	76.4	90.3	15±1.4	8±0.8
Контроль		100.0						11±1.3	6±0.7
0.7	100	25.0	39.5	33.7	60.1	18.0	30.5	2±0.3	0
	50	70.5	92.5	99.7	100.0	50.6	75.8	6±0.8	9±0.8
	25	88.2	100.2	95.0	115.4	71.1	89.0	13±1.6	10±1.0
Контроль		100.0						—*	—*
0.8	100	20.5	30.5	50.0	73.5	15.7	37.7	1±0.2	0
	50	69.8	89.7	87.0	100.0	43.5	66.0	5±0.5	6±0.7
	25	87.5	90.0	100.0	110.0	73.6	86.5	7±0.8	6±0.8
Контроль		100.0						—*	—*

Аналогичные изменения происходят и в условиях средней подзоны тайги (табл. 2). Здесь при полноте 0.6 увеличение массы черники после 100 %-ной срезки на 3-й год составляет 40 %, а спустя 4 года — более половины. Таким образом, как в северной, так и в средней подзонах тайги при удалении четверти и половины побегов на площадке запасы массы черники фактически полностью восстанавливаются на 3—4-й год. При сходных местообитаниях скорость восстановления ценопопуляции черники в средней подзоне тайги оказывается выше, чем в северной (табл. 3, 4). Внутри подзоны на степень отрастания ягодника оказывает влияние полнота древостоя, увеличение которой замедляет темпы роста побегов (табл. 4). При большой полноте древостоя ценопопуляция черники при удалении четверти побегов полностью не восстанавливается. При любой полноте древостоя 25 %-ная срезка побегов положительно влияет на рост парциальных кустов, запасы массы и урожай ягод.

Выводы

В сосняках черничных северной и средней подзон тайги восстановление ценопопуляций черники зависит прежде всего от степени их эксплуатации. При 25—50 %-ной срезке побегов восстановление массы кустарничка происходит на 3—4-й год. Сбор листьев черники как лекарственного сырья можно проводить в древостоях с большей полнотой (табл. 4), где кустарничек не отличается обилием плодов. При эксплуатации черники в этом качестве повторность срезки на используемой площади должна составлять не менее 5 лет. Для заготовки черничного листа следует рекомендовать выборочную срезку парциальных кустов, чтобы обеспечить их восстановление за счет подземной части кустарничка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астрологова Л. Е. О биологической продуктивности сосняка черничного в средней подзоне тайги // Лесн. журн. 1978. № 2. С. 16—19. — *Астрологова Л. Е., Наквасина Е. Н.* Интенсивность плодоношения черники в сосняках черничных Архангельской области // Раст. ресурсы. 1982. Т. 18, вып. 1. С. 30—33. — *Белоногова Т. В., Зайцева Н. Л.* Восстанавливаемость лекарственных растений при разном режиме эксплуатации // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1977. С. 93—97. — *Зайцева Н. Л., Сарафанова Н. Л.* Запасы лекарственного сырья и режим эксплуатации зарослей черники в ельниках Карелии // Экология, продуктивность и биохимический состав лекарственных и ягодных растений лесов и болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1979. С. 53—61. — *Мелехов И. С.* К типологии концентрированных вырубок в связи с изменениями в напочвенном покрове // Концентрированные рубки в лесах Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 48—110. — *Полежаева Н. С., Конюкова Г. К.* Биохимическая характеристика некоторых лекарственных растений Карелии // Растительные ресурсы недревесной продукции леса и вопросы их рационального освоения. Тез. докл. советско-финского симпоз. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1988. С. 39—40. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов леса. М.; Л.: Сельхозгиз, 1930. 260 с.

Архангельский лесотехнический институт

Получено 21 VI 1989

УДК 581.524.32

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

И. В. Катрушенко

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЮЖНОТАЕЖНЫХ СЛОЖНЫХ ЕЛЬНИКОВ

I. V. KATRUSHENKO. THE PATTERN OF DYNAMICS OF THE SOUTHERN TAIGA *PICEETA* COMPOSITA

Рассматриваются причины высокой потенциальной и умеренной реальной продуктивности древостоев южнотаежных сложных ельников. На основе анализа данных делается вывод о том, что противоречие между высокой трофностью экотопа и его физическими свойствами в условиях лесного массива Центрально-лесного государственного заповедника обусловливает периодическое преобладание дигрессивно-демутационных форм динамики над сукцессионными сменами сообществ.

Сложные ельники, не являясь доминирующей группой ассоциаций в таежной зоне, с фитоценотической точки зрения представляют особый интерес. Так, при характеристике подзоны южной тайги среди прочих признаков используются и особенности флористического состава ассоциаций этих ельников. С другой стороны, именно экотопы сложных ельников полосы южной тайги являются экологическим оптимумом, где ель как эдификатор реализует потенциальные возможности вида, достигая 80 см толщ. и до 45 м выс. (Орлов и др., 1980). Однако, несмотря на хорошие условия роста, во многих случаях запасы древесины в сложных ельниках, даже далеких от климаксового состояния, уступают таковым других типов еловых сообществ.[1] Причиной этого являются особенности сложения их древостоев. При изложении характеристик сложных ельников почти всегда подчеркивается пониженная полнота их древостоев, связанная с наличием значительного числа различных по величине «окон» и прогалин (Сукачев, 1931; Факторы регуляции..., 1983; Кологривский лес, 1986).

В связи с тем, что к настоящему времени сложные ельники, не испытавшие сильного антропогенного воздействия и естественного катастрофического влияния, сохранились на весьма небольшой площади (Структура и продуктивность ..., 1973; Орлов и др., 1980), определенный интерес представляет их изучение и анализ факторов, ответственных за формирование подобных сообществ с древостоями пониженной полноты.

Объекты и методика

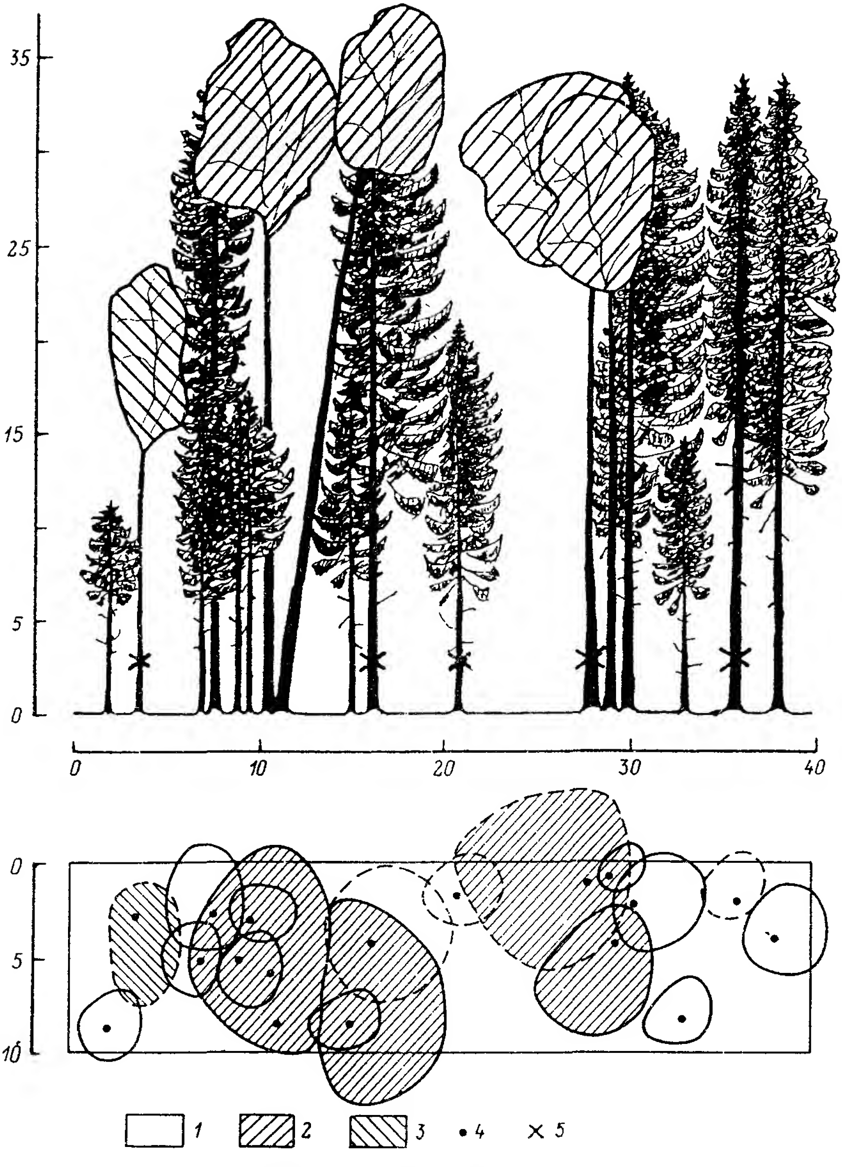
С этой точки зрения рассмотрим особенности динамики древостоев сложных ельников Центрально-лесного государственного заповедника (ЦЛГЗ, Тверской обл.) как одного из последних форпостов полосы южной тайги, избежавшего безудержной эксплуатации человеком. Их древостои сложены елью *Picea abies* (L.) Karst. и *P. fennica* (Regel) Kom. (Миняев, Конечная, 1976), осиной *Populus tremula* L., березой *Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth с участием в подлеске, переходящем в слабовыраженный второй ярус, представителей широколиственных пород. Этот краткий анализ структуры древостоев сложных ельников заповедника облегчается тем, что за последние два десятилетия его лесной массив изучался многими научными коллективами и подробные сведения о наиболее типичных сообществах ельника сложного недавно приведены в одной из монографий (Факторы регуляции..., 1983). Из упомянутых в ней сообществ особого внимания заслуживает ельник липняково-ясменниковый (Piceetum tilioso-asperulosum), как имеющий наибольший возраст среди интересующих нас сообществ и являющийся наиболее продвину-

Динамика численности, запаса и отпада деревьев в древостое

Год	Порода			Состав
	ель	осина	береза	
		Запас		
1972	$\frac{333}{307.1}$	$\frac{43}{69.3}$	$\frac{10}{15.8}$	8Е2Ос + Б
1986	$\frac{259}{289.7}$	$\frac{42}{99.8}$	$\frac{10}{19.4}$	7Е3Ос + Б
1987	$\frac{201}{226.3}$	$\frac{30}{79.4}$	$\frac{5}{9.6}$	7Е3Ос + Б
		Отпад		
1971—1986	$\frac{81}{76.3}$	$\frac{1}{0.9}$	—	
1987	$\frac{58}{69.5}$	$\frac{12}{23.6}$	$\frac{5}{10.1}$	
1989	$\frac{12}{25.6}$	—	$\frac{1}{0.3}$	

---

[1] Согласно С. А. Дыренкову (1984), климаксовым сообществам ели свойственно понижение на 30—40 % общего запаса стволовой древесины по сравнению с одновозрастными спелыми нормальными древостоями.



Вертикальный профиль древостоя и проекции крон на трансекте.

1 — ель, *2* — осина, *3* — береза, *4* — проекция центра основания ствола, *5* — обозначение деревьев, вываленных в результате ветровала 1987 г. *Сплошной* линией показана проекция крон растущих деревьев, *пунктирной* — ветровала.

тым в направлении климакса. Таксационная характеристика его древостоя: состав 8Е2Ос+Б, средняя выс. 26.3 м, средний диам. 28.8 см, полнота 0.69, средний возраст 140 лет, I класс бонитета, почва дерново-сильноподзолистая тяжелосуглинистая. Здесь следует заметить, что в монографии «Факторы регуляции...» (1983) дан подробный анализ реакции древостоя рассматриваемого сообщества для периодов лет как с недостаточным (засушливые годы), так и с избыточным увлажнением за время с 1972 по 1980 г. В связи с этим в данном сообщении эти годы подробно не анализируются, а рассматриваются в общем ряду с 1972 до 1986 г. и условно принимаются как обычные, поскольку они не были отмечены серьезными катастрофическими явлениями (см. таблицу). Летом 1986 г. в данном сообществе среди других видов очередных работ была произведена съемка вертикального профиля древостоя и проекций его крон на трансекте (см. рисунок). А в 1987 г. древостой этого сообщества в числе многих других подвергся катастрофическому ветровалу, от которого в лесном массиве заповедника в наибольшей степени пострадали сложные ельники.

Результаты и их обсуждение

Прежде чем переходить к изложению результатов исследования, кратко рассмотрим причины катастрофического ветровала в лесах ЦЛГЗ. 4 VIII 1987 г. на территории заповедника за 1 сут в виде ливня выпала месячная норма осадков. Почва уже до этого была достаточно увлажнена дождем, так что при таком «залповом» выпадении осадков вода уже не впитывалась. Из-за тяжелого механического состава внутрипочвенный отток воды почти не происходил, а достаточно спокойный рельеф и отсутствие хорошо выработанной гидрографической сети обусловили весьма замедленный поверхностный сток.

В этих условиях перенасыщение верхних горизонтов почвы водой привело буквально к их полному разжижению, к резкому снижению несущей способности (по терминологии строителей) и, как следствие этого, к сильному ослаблению связи между корнями и почвой. Шквалистый ветер, достигавший скорости свыше 23 м/с, который даже у метеорологов был отмечен как стихийное явление, сделал свое дело. Тут вполне закономерен вопрос: почему же в этих условиях больше всего пострадали сложные ельники?

Прежде всего надо учесть, что сообщества этих ельников приурочены к повышенным элементам рельефа и имеют деревья наибольших размеров по высоте, которые, возвышаясь над общим пологом леса, при прочих равных условиях в первую очередь повреждаются ветром. Кроме того, из-за достаточной трофности экотопа здесь раньше, чем в других сообществах, начинается и идет более быстрыми темпами дифференциация деревьев, в результате чего отдельные особи господствующей части древостоя отличаются большими размерами, а следовательно, и большей парусностью крон, вызывающей повышенную ветровую нагрузку на одно дерево. Здесь следует также отметить относительно более слабое развитие корневых систем ели по сравнению с надземной частью в более производительных ельниках (Факторы регуляции ..., 1983). Отсутствие у ели, растущей не только в этих экотопах, но и во всем лесном массиве заповедника, хорошо сформировавшихся якорных корней также увеличивает ее уязвимость при воздействии ветра. Подобный характер повреждения лесных сообществ уже неоднократно отмечался в литературе (Буш, 1970).

Анализ приведенной выше таблицы позволяет получить данные, отражающие изменения численности и запаса деревьев за последние 17 лет. При их рассмотрении в первую очередь обращает на себя внимание тот факт, что из древесных пород наибольшие изменения претерпела популяция ели. Она больше других понесла потери как по числу особей, так и по запасу, что в конечном счете даже снизило долю ее участия в составе древостоя. Так, с 1972 по 1986 г. потери популяции ели достигли 81 особи, что в среднем составило более 5 $м^3$ в год. Отпад был настолько интенсивным, что превысил прирост, вызвав снижение доли участия ели в составе на одну единицу. В группе отпада были представлены деревья всех категорий по размеру, однако преобладали экземпляры из подчиненной части древостоя и объем одной средней особи равнялся 0.9 $м^3$. При катастрофическом ветровале отпад деревьев составил 58 шт. общим объемом 70 $м^3$, что на один порядок выше средней годовой величины за предшествующий период. От ветровала пострадали в первую очередь крупные деревья, однако объем средней выпавшей особи увеличился всего лишь на 25 %, составив 1.2 $м^3$. Здесь надо отметить, что концентрация ветровала по площади неизбежно сопровождалась вывалом не только крупных, но и деревьев из угнетенной части древостоя, поскольку срабатывал принцип «падающего домино» — падение крупных деревьев неизбежно влекло за собой вывал мелких, расположенных в полосе траектории кроны падающего дерева (см. рисунок). О том, что именно такова была механика катастрофического ветровала, косвенно подтверждает характер отпада (преимущественно в виде сухостоя), наблюдавшийся в 1989 г. Территориально он приурочен к местам катастрофического ветровала и потому может рассматриваться как эффект последействия. Объем одной особи в этой группе оказался в 2 раза выше по сравнению с ветровалом 1987 г. В свое время, изучая механизм отпада деревьев в лесу, А. И. Тарашкевич (1935) указывал, что в результате действия разрушительного ветра из взрослого древостоя в первую очередь выпадают наиболее крупные деревья — идет отпад по «верховому типу». В данном случае эти деревья хотя и не вывалились во время массового ветровала, но будучи господствующими в сообществе, в наибольшей степени подверглись воздействию разрушительного ветра, повредившего их корневые системы, что и явилось впоследствии причиной их отмирания. Повреждение корневых систем деревьев в лесу ураганным ветром уже было описано в литературе (Правдин, 1931).

Динамика популяции ели не будет полной, если не рассмотреть поступление новых особей в древостой. Однако здесь нет необходимости анализировать подрост различных возрастных групп ели, так как эти сведения можно найти в монографии «Факторы регуляции...» (1983), а достаточно указать, что в состав древостоя за рассматриваемый период из категории подроста перешло всего лишь 7 особей/га, т. е. более чем на порядок ниже числа отмерших деревьев ели. Тут уж никак нельзя говорить о непрерывном потоке особей эдификатора через лесное сообщество, как то имеет место при достижении последним состояния климакса (Уиттекер, 1980).

По сравнению с елью позиция примеси мелколиственных пород более устойчива и всецело определяется ролью осины в сообществе. За 14-летний период был отмечен их существенный прирост, а отпад состоял всего лишь из одного дерева. В целом это привело к тому, что их положение в составе древостоя анализируемого ельника усилилось и составило 30 %. Осина, например, оказалась единственной породой, которая сохранила положительный баланс фитомассы даже после катастрофического ветровала, в результате чего ее запас за рассматриваемый период возрос на 10 м^3. Что касается березы, то ее чрезвычайно небольшая примесь (всего 10 деревьев/га к началу периода наблюдений и 5 шт. к 1989 г.) практически не оказывает существенного воздействия на фитоценотическую обстановку в сообществе.

Заключение

Изложенный выше материал позволяет считать, что эндогенное развитие южнотаежных сложных ельников лесного массива заповедника, определяющее их сукцессионную динамику, часто прерывается экзогенными факторами и они (ельники) вступают в одну из фаз дигрессивных смен, как это имеет место у рассмотренного сообщества уже на протяжении почти двух десятилетий. Среди экзогенных факторов решающее значение принадлежит рельефу и минералогическому составу почвогрунтов, определяющим как трофность экотопов, так и условия водного режима почв. Именно высокая трофность экотопов сложных ельников и тяжелый механический состав почв создают дисгармонию между хорошо развитой надземной частью деревьев и менее развитой поверхностной корневой системой (при полном отсутствии якорных корней). В таких условиях при ливневом выпадении осадков и ураганных ветрах создаются ситуации, приводящие к катастрофическим ветровалам, как это было в 1987 г. Циклическое повторение подобных явлений (Борисенков, Пасецкий, 1988) оказывает решающее воздействие на динамику сложных южнотаежных ельников в условиях лесного массива заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисенков Е. П., Пасецкий В. М. Тысячелетняя летопись необычайных явлений природы. М.: Мысль, 1988. 523 с. — *Буш М. К.* Характер повреждений, нанесенных ураганами 1967 и 1969 гг. лесам Латвии // Лес. хоз-во. 1970. № 3. С. 36—38. — *Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с. — *Кологривский* лес (экологические исследования). М.: Наука, 1986. 125 с. — *Миняев Н. А., Конечная Г. Ю.* Флора Центрально-лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 104 с. — *Орлов А. Я., Абатуров Ю. Д., Письмеров А. В.* Последний участок девственных еловых лесов на Русской равнине // Лесоведение. 1980. № 4. С. 38—45. — *Правдин Л. Ф.* Ветровал ели в Удельном парке в бурю 23 сентября 1924 года // Опытно-исследовательские работы по общему лесоводству. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. С. 306—319. — *Структура* и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. 312 с. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л.: Госиздат, 1931. 327 с. — *Тарашкевич А. И.* Процесс отпада стволов // Лесн. хоз-во и лесоэксплуатация. 1935. № 1. С. 38—41; № 12. С. 42—47. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 318 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 14 V 1990

УДК 581.524.34 : 582.998

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

В. Я. Марьюшкина

ВЛИЯНИЕ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) НА СКОРОСТЬ ДЕМУТАЦИИ ЗАЛЕЖИ

V. J. MARJUSHKINA. THE EFFECT OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) ON THE FALLOW DEMUTATION RATE

Исследовано поведение адвентивного вида *Ambrosia artemisiifolia* в условиях степной зоны УССР, где он очень агрессивен. Установлено, что в новых условиях при ограниченном круге консументов вид, являющийся R-стратегом, приобретает черты К. Следствием этого является способность к более длительному удержанию за собой занятого пространства путем ингибирования демутации естественной растительности. Обсуждается проблема адвентизации растительности и пути, позволяющие приостановить этот процесс.

Динамика растительного покрова всегда привлекала внимание исследователей. В последние годы настолько возросло количество публикаций по данному вопросу, что Б. М. Миркин и Л. Г. Наумова (1984) назвали это «динамическим бумом». Антропогенное влияние на окружающую среду вызывает значительные, порой необратимые, изменения растительности. Важную проблему, не только теоретическую, но и практическую, представляет собой процесс внедрения адвентивных видов в фитоценозы при спонтанной интродукции (Auld, Coote, 1981; Малышев, 1981). Один из них — агрессивный и пластичный североамериканский вид *Ambrosia artemisiifolia* L. Как и большинство однолетников, он является по J. P. Grime (1979) R-стратегом. У себя на родине преобладает на первой стадии залежной сукцессии (Rice, 1984). На территории нашей страны, куда он был занесен в начале текущего столетия, занимает аналогичные экологические ниши (Марьюшкина, 1986). В ранее опубликованных работах (Гродзинский и др., 1985; Мар'юшкiна та iн., 1987) было показано, что *A. artemisiifolia* — типичный представитель группы R, способный угнетать лишь виды с четко выраженными R-свойствами. Виды с К-свойствами сами угнетают и вытесняют его из сообществ, на чем собственно и был основан метод фитоценотического контроля сорняка, когда на его очагах создавались искусственные фитоценозы из культурных (Марьюшкина, 1986) или дикорастущих (Дзыбов, 1989) многолетних трав.

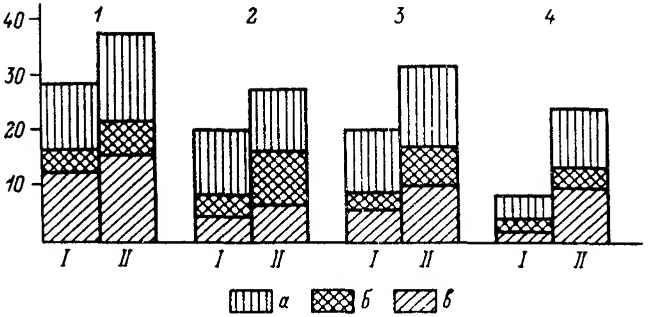


Рис. 1. Видовое разнообразие вариантов опыта (*1—4*).

1 — полное удаление Ambrosia artemisiifolia; *2* — многократное скашивание; *3* — однократное позднее скашивание; *4* — контроль. *а* — многолетники, *б* — двулетники, *в* — однолетники. По оси абсцисс — год проведения опыта (*I* — 1986, *II* — 1988), по оси ординат — число видов.

Однако активное распространение и длительное доминирование *A. artemisiifolia* в открытых сообществах приводят к столь сильному изменению растительности в зоне его сплошного распространения, что данное явление было определено как адвентизация растительности (Марьюшкина, 1988). При этом имеется в виду не только этот, но и любой другой, достаточно агрессивный адвентивный вид. Предложенный термин представляется автору более конкретным, чем широко применяемый, несущий ту же смысловую нагрузку — «синантропизация растительности» (Харкевич, 1989). Впрочем, здесь необходимы некоторые разъяснения. С. С. Харкевич (1965) предложил в свое время понятие «адвентизация флоры», под которым подразумевал возрастание доли адвентивных видов во флоре региона. В данном случае рассматривается изменение растительности вследствие распространения когда-то занесенного вида.

ТАБЛИЦА 1

Влияние *Ambrosia artemisiifolia* на видовое разнообразие сообществ в зависимости от варианта опыта

Год проведения опыта	Вариант опыта				Число видов, общих для вариантов				Вариант
	1-й	2-й	3-й	4-й	1	2	3	4	
1986									
Число видов в вариантах	28	20	18	9					
Значения коэффициента Чекановского	—				—				1
	0.63	—			15	—			2
	0.65^1	0.73	—		15	14	—		3
	0.38^1	0.48^2	0.52	—	7	7	7	—	4
1988									
Число видов в вариантах	36	30	33	23					
Значения коэффициента Чекановского	—				—				1
	0.76	—			25	—			2
	0.64	0.57	—		22	18	—		3
	0.61^3	0.57	0.64	—	18	16	18	—	4

Примечание. Значения коэффициента достоверны: ^{1} — при $P_{0.5}$, ^{2} — при $P_{0.1}$, ^{3} — при $P_{0.01}$.

Таким образом, под синантропизацией следует понимать любое антропогенное изменение растительности, а под адвентизацией — изменение растительности вследствие распространения и доминирования адвентивных видов и считать последнюю частным случаем первой.

Поскольку прогрессивная сукцессия имеет большую протяженность во времени, для ее изучения чаще всего пространственные ряды экстраполируют на временные, что не всегда корректно. Иной путь — экспериментальное удаление видов-доминантов на какой-либо стадии, что позволяет установить модель, по которой проходит сукцессия. Например, в работах американских исследователей было показано, что удаление некоторых видов на однолетней залежи выявило все 3 модели развития сукцессии (нейтральности, толерантности, ингибирования) (Hils, Vankat, 1982; Armesto, Pickett, 1986). При этом в разных микрогруппировках сообщества проявляются разные модели.

Удаление *A. artemisiifolia* с двухлетней залежи по данным, полученным в США, незначительно меняло характер протекания сукцессии, которая соответствовала модели нейтральности (Armesto, Pickett, 1986). Однако в Северной Америке на растениях рода *Ambrosia* L. насчитывается ок. 300 видов насекомых-фитофагов (Ковалев, 1989), регулирующих численность данных сорняков естественным путем. У нас же круг консументов *A. artemisiifolia* слишком узок, что вполне естественно для адвентивного вида. Это — 4 вида птиц (Зержановский, 1974) и 2 вида тлей, которые к тому же не завершают на ней цикл развития.

ТАБЛИЦА 2

Число всходов на 0.1 м^2 в зависимости от варианта опыта (1986/1987/1988 гг.)

Вид	Вариант опыта				Достоверно различающиеся пары
	1-й	2-й	3-й	4-й	
Ambrosia artemisiifolia L.	3	12	7	22	Все
	3	26	6	54	Все, кроме 1—3-й;
	4	44	19	89	», кроме 2—4-й
Elytrigia repens (L.) Nevski.	—	—	—	—	—
	21	2	2	1	1—2-я, 1—3-я, 1—4-я
	28	16	7	11	—
Echinochloa crusgalli (L.)	1	1	2	1	—
	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—
Setaria glauca (L.) Beauv.	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—
	16	7	23	4	2—3-я, 3—4-я
Cirsium setosum (Willd.) Bess.	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—
	2	2	2	4	—
Sinapis arvensis L.	8	1	1	2	1—2-я, 1—3-я, 1—4-я, 3—4-я;
	32	7	1	9	Все, кроме 2—4-й;
	11	2	3	4	1—2-я, 1—3-я, 1—4-я
Convolvulus arvensis L.	1	1	1	1	—
	—	—	—	—	—
	3	6	6	4	—
Chenopodium album L.	3	1	1	1	1—4-я
	3	1	1	2	1—2-я
	—	—	—	—	—
Artemisia absinthium L.	1	1	1	—	—
	3	1	2	—	1—2-я

ТАБЛИЦА 3

Динамика количества экземпляров растений в зависимости от варианта опыта (1986/1987/1988 гг.)

Вид	Вариант опыта				Достоверно различающиеся пары
	1-й	2-й	3-й	4-й	
Ambrosia artemisiifolia	9	158	48	220	Все, кроме 2—4-й;
	2	68	15	101	Все
	2	49	20	93	»
Elytrigia repens	13	—	4	2	—
	23	6	5	2	1—4-я
	73	1	22	16	Все, кроме 3—4-й
Echinochloa crusgalli	40	38	80	19	3—4-я
	1	2	3	—	—
	4	2	3	—	—
Setaria glauca	—	—	—	—	—
	2	21	27	32	1—3-я, 2—4-я, 3—4-я;
	2	55	51	9	1—2-я, 1—3-я, 1—4-я, 2—4-я, 3—4-я
Cirsium setosum	8	2	10	2	1—2-я, 1—4-я, 2—3-я, 3—4-я
	2	2	3	2	—
	2	2	3	2	—
Sinapis arvensis	30	4	2	4	—
	13	2	2	5	1—4-я;
	4	1	2	2	1—2-я
Convolvulus arvensis	26	16	4	10	1—3-я, 1—4-я;
	9	10	9	8	1—4-я, 2—4-я, 3—4-я;
	8	4	9	6	1—2-я, 2—3-я
Chenopodium album	19	—	4	—	—
	1	1	1	1	—
	—	1	1	—	—
Artemisia absinthium	—	—	—	—	—
	1	+	+	+	—
	1	+	+	—	—

Одна из возможных причин — непригодность данного сорняка в качестве кормового растения (Кузнецова, Нарчук, 1989). Для его биологического контроля в Ставропольском крае интродуцирован монофаг — жук Zygogramma suturalis F. (Coleoptera, Chryzomelidae). При изучении процессов, протекающих при уничтожении жуком зарослей *A. artemisiifolia*, было установлено появление и активное распространение видов, которые в сообществах с доминированием амброзии не регистрировались (Резник и др., 1986). Было высказано предположение о возможном ингибировании демутации залежи. Для проверки предположения, а также для поиска путей управления численностью *A. artemisiifolia* в 1985—1988 гг. был проведен полевой опыт в зоне массового распространения вида.

Объекты, условия и методы

Опыт проводили в степной зоне Украинской ССР, в Днепропетровской обл., куда амброзия полыннолистная была занесена в начале столетия. Объектом исследования были заросли данного вида на свежераспаханной залежи. Участок равнинный, с экспозицией на восток, угол наклона 1—2°. Почва — обыкновенный малогумусный чернозем на лессовидном суглинке. Климат за-

ТАБЛИЦА 4

Динамика фитомассы видов, в г на 0.1 $м^2$ в зависимости от вариантов опыта (1986/1987/1988 гг.)

Вид	Вариант опыта				Достоверно различающиеся пары
	1-й	2-й	3-й	4-й	
Ambrosia artemisiifolia	0.6	6.9	4.4	4.4	1—2-я, 1—3-я, 1—4-я, 2—4-я;
	0.21	1.56	1.25	5.76	1—4-я, 2—4-я, 3—4-я;
	0.21	2.24	1.25	4.29	Все, кроме 1—3-й, 2—3-й
Elytrigia repens	4.4	—	2.1	+	—
	15.81	3.41	2.61	0.1	1—4-я
	24.01	0.1	7.41	6.29	Все, кроме 3—4-й
Echinochloa crusgalli	0.6	+	+	+	1—2-я, 1—3-я, 1—4-я
	+	+	0.1	—	—
	0.1	0.1	0.1	—	—
Setaria glauca	—	—	—	—	—
	+	0.21	0.44	0.5	—
	0.1	0.96	0.69	0.1	Все, кроме 1—4-й, 2—3-й
Cirsium setosum	9.6	+	9.6	4.4	2—3-я;
	8.61	3.84	3.0	12.69	—
	1.89	0.1	5.25	2.24	2—3-я, 2—4-я
Sinapis arvensis	6.9	+	+	+	1—2-я, 1—3-я, 1—4-я
	1.89	0.1	+	0.1	—
	0.21	0.1	0.44	0.1	—
Convolvulus arvensis	2.1	2.1	+	2.1	1—3-я, 2—3-я, 3—4-я;
	5.76	4.29	1.89	2.61	—
	4.29	0.69	2.61	1.56	Все, кроме 1—3-й
Chenopodium album	+	—	+	—	—
	—	—	0.1	0.21	—
	—	0.1	0.1	—	—
Artemisia absinthium	—	—	—	—	—
	0.69	0.18	+	+	—
	2.61	0.21	0.44	—	1—2-я, 1—3-я
Общая фитомасса	24.20	9.00	16.10	13.00	
	41.50	16.65	10.35	22.86	
	35.82	6.74	23.18	17.01	

Примечание. Знаком «+» отмечено незначительное участие — менее 0.01 г.

сушливый. Осадки — 410 мм в год, в основном в виде летних ливней. Были предусмотрены 4 варианта: 1-й — полное удаление всходов *A. artemisiifolia*, имитирующее его уничтожение фитофагом; 2-й — периодическое 2—3-кратное скашивание, рекомендуемое «Инструкцией...» (1974); 3-й — однократное позднее скашивание *A. artemisiifolia*; 4-й — развитие растительности при минимальном вмешательстве (контроль). Площадь каждого варианта — 100 $м^2$. В конце вегетационного периода сухостой во всех вариантах скашивался и удалялся. Ежегодно в апреле—мае учитывали число всходов, а в июне — число особей и их фитомассы с пробных площадок 0.1 $м^2$ в 10-кратной повторности. Кроме того, в 1987 и 1988 г. учитывали запас семян этого вида в почве в каждом из вариантов в 10-кратной повторности. Результаты отборов обрабатывали по данным, преобразованным через $\sqrt{x+1}$ (Горя, 1978). В 1986 и 1988 г. учитывали также видовое разнообразие вариантов. Сравнение видового состава

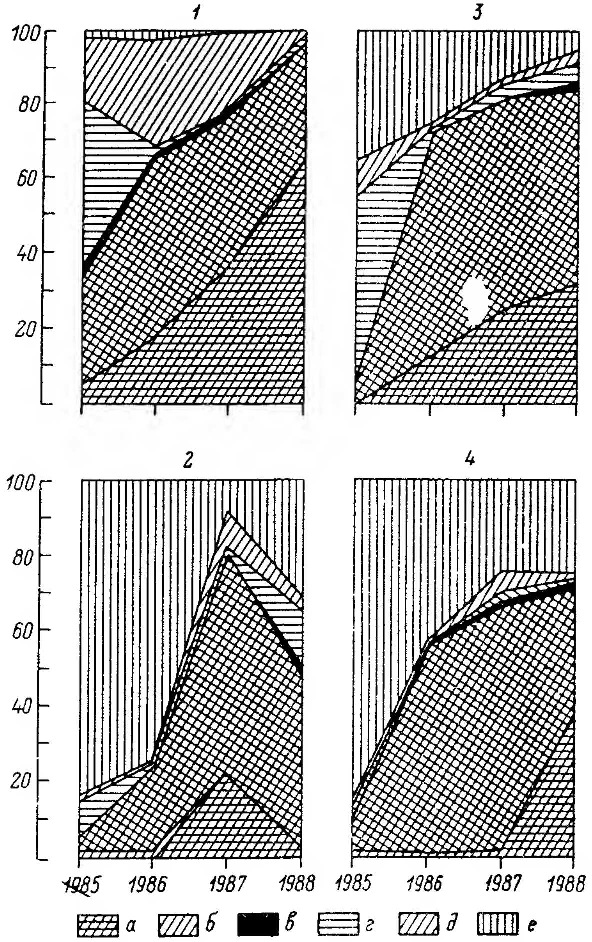


Рис. 2. Динамика процентного соотношения жизненных форм в зависимости от варианта опыта (*1—4*).

а — многолетние злаки, *б* — многолетнее разнотравье, *в* — двулетники, *г* — однолетние злаки, *д* — однолетнее разнотравье, *е* — *Ambrosia artemisiifolia*. *На оси* абсцисс — годы проведения опыта; *на оси* ординат — фитомасса, %.

проводили по коэффициенту Чекановского (Зайцев, 1984), который вычисляется по формуле:

$$K_c = \frac{2c}{(a+b)},$$

где a — количество видов в одном из сравниваемых вариантов, b — количество видов во втором, c — виды, общие для обоих вариантов. Достоверность различия видового состава определяли по формуле:

$$F = (\varphi_1 - \varphi_2)^2 \frac{N_1 N_2}{(N_1 + N_2)},$$

где F — критерий Фишера; N_1, N_2 — объемы выборок; $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{p}$ — преобразованные доли, где p — доля сравниваемого признака в обоих выборках (в данном случае — доля общих видов). Каждый вариант сравнивали со всеми остальными,

ТАБЛИЦА 5

Почвенный банк семян *Ambrosia artemisiifolia* в зависимости от варианта опыта, шт/м^2

Год	Вариант опыта				Достоверно различающиеся пары
	1-й	2-й	3-й	4-й	
1987	768	3672	3000	4218	1—2-я, 1—4-я
1988	1152	2250	952	2842	1—4-я, 2—3-я, 3—4-я

чтобы получить полную оценку зависимости видового разнообразия от разных способов воздействия на *A. artemisiifolia*. Достоверность различия оценивали по критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Установлено, что в целом *A. artemisiifolia* оказывает отрицательное влияние на скорость залежной сукцессии. При отсутствии какого-либо влияния на этот вид в контроле резко снижается видовое разнообразие сообщества. Особенно значительна разница по сравнению с вариантом 1 (удаление проростков *A. artemisiifolia*), хотя в вариантах со скашиванием видовое разнообразие также выше, чем в контроле (рис. 1). Интересна и разница в представленности жизненных форм — бросается в глаза резкое ингибирование однолетников в 1986 г., хотя и другие жизненные формы также угнетаются в немалой степени. Варианты 2-й и 3-й по видовому разнообразию практически одинаковы. Эта оценка, давая достаточно наглядное представление о разнообразии исследованных вариантов, не может дать ответа на вопрос о достоверности различий между вариантами. Поэтому использовали коэффициент Чекановского. В 1986 г. достоверно различались между собой варианты: 1-й и 3-й, 1-й и 4-й, 3-й и 4-й. Со временем эта разница постепенно сглаживается и в 1988 г. достоверно различаются лишь 1-й вариант и контроль (табл. 1).

Анализ числа всходов на единицу площади показал довольно интересную зависимость разных видов от *A. artemisiifolia* (табл. 2).[1] Так, однолетние виды более обильны в варианте 1. Сама же амброзия наиболее представлена во все три года в вариантах 2 и 4, причем в 1988 г. разница между ними недостоверна. Многолетники более или менее индифферентны по отношению к объекту исследования, за исключением *Elytrigia repens*, который наиболее представлен в варианте 1, где *Ambrosia artemisiifolia* практически отсутствует. Однако учитывая то, что в течение вегетационного периода соотношение численности видов может меняться, провели учет численности растений в более поздние фазы (табл. 3). В целом основные тенденции сохраняются: однолетники «избегают» сообществ с *A. artemisiifolia*. *Elytrigia repens* также обилен в варианте 1, где амброзия практически отсутствует. Несколько неожиданно обилие *Setaria glauca* в скашиваемых вариантах — возможно, при этом воздействии ослабляется его ингибирование другими видами. Таким образом, было установлено, что как видовое разнообразие, так и обилие ряда видов снижаются под влиянием *Ambrosia artemisiifolia*.

Однако для характеристики ценопопуляций любого вида растений приведенных выше параметров недостаточно, так как растения в силу своей неподвижности реагируют на окружение изменением ростовых процессов (Злобин, 1989). Поэтому при одной и той же численности масса растений может существенно различаться. Согласно многочисленным данным этот параметр является наиболее интегрирующим, чем и вызвано решение исследовать именно его (табл. 4).

---

[1] В табл. 2—4 представлены наиболее обильные виды.

Как и следовало ожидать, основные тенденции сохраняются и для фитомассы, хотя далеко не всегда большему количеству растений соответствует большая масса. Особенно это заметно для однолетников, например *Chenopodium album* и *Echinochloa crusgalli*. Эти виды, будучи эксплерентами по Л. Г. Раменскому (1938) или R-стратегами по Grime (1979), не выдерживают конкуренции с другими видами. Подтверждаются ранее полученные данные о том, что фитоценотический пресс в первую очередь влияет на массу и лишь в последующие годы снижается численность (Марьюшкина, 1986). К четвертому году вегетации появляется ряд многолетних видов: *Artemisia absinthium, Achillea setacea* Waldst. et Kit., *A. nobilis* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall. а в третьем варианте — несколько крупных экземпляров *Coronilla varia* L. (в табл. 4 эти виды не показаны из-за их небольшой численности), причем масса их больше всего в вариантах 1 и 3.

Если представить динамику фитомассы разных жизненных форм (в процентах к общей) в виде графика, то получим характеристику сукцессионного процесса в каждом из вариантов в обобщенном виде (рис. 2). Здесь отдельно выделена лишь амброзия, поскольку она является объектом исследования. Процентное соотношение фитомасс жизненных форм за 1985 г. представлено по данным осеннего отбора, так как в июне, после закладки опыта, растения были в фазе всходов. Обращает на себя внимание некоторое сходство в ходе демутации, особенно в вариантах 1, 3, 4. Интересно, что доля многолетников стремительнее всего возрастает в варианте 1, начиная уже с первого года опыта. Вариант 3 довольно близок к 1 с той лишь разницей, что на первом году доля многолетников была примерно равна таковой в вариантах 2 и 4. При внимательном рассмотрении варианта 4 можно видеть, что кривая увеличения участия в травостое многолетних трав в 1987—1988 гг. приближается к некой «точке насыщения», после которой она параллельна оси абсцисс. Торможение других видов идет за счет достаточно стабильной высокой доли *Ambrosia artemisiifolia* в травостое, что в других вариантах, кроме 2-го, не наблюдается. Особо следует сказать о последнем. В первые два года опыта доля *A. artemisiifolia* в варианте 2 очень высока, хотя «Инструкция...» (1974) рекомендует именно многократное скашивание. В 1987 г. довольно резко возрастает относительная масса многолетников, но уже в 1988 г. она снова падает до уровня контроля.

Таким образом, при отсутствии *A. artemisiifolia* происходит значительное ускорение демутации залежи в равной степени как за счет многолетних злаков, так и многолетнего разнотравья. Автохтонные однолетние виды «уходят» из травостоя достаточно легко. Однократное скашивание (рис. 2, *3*) способствует быстрому снижению участия *A. artemisiifolia* в травостое. При этом темпы демутации близки к таковым в варианте 1 с той лишь разницей, что в варианте 3 преобладает многолетнее разнотравье (*Artemisia absinthium, Coronilla varia, Achillea setacea, A. nobilis* и др.).

Сукцессия растительности, согласно данным Numata (по: Миркин, 1984), сопровождается сукцессией почвенного банка семян. Представляло интерес проверить это и в нашем опыте. В табл. 5 приведены данные за два последних года опыта (в предыдущие годы анализ не проводили). Установлено, что запас семян *Ambrosia artemisiifolia* соответственно оказался самым низким в вариантах 1 и 3, причем достоверной разницы между ними не выявлено, точно также, как и между вариантами 2 и 4.

Основываясь на вышеизложенном, можно сделать следующие выводы.

1. *A. artemisiifolia* при спонтанной интродукции из-за ограниченного круга консументов приобретает некоторые черты виолентности (К-стратегии).

2. В новых условиях она способна задерживать восстановительную сукцессию.

3. Результатом этого ингибирования может стать сокращение генофонда индигенных видов.

4. Необоснованные методы борьбы с *A. artemisiifolia* (частое скашивание, перепашка очагов) способны усугубить процесс, ускорив адвентизацию растительности в степной зоне, где массово распространяется этот вид.

5. Фитоценотический контроль данного вида способствует восстановлению численности индигенных видов, нормализуя ход демутационных процессов.

6. Позднее скашивание *A. artemisiifolia* является одним из вариантов фитоценотического контроля.

7. Оптимальные сроки позднего скашивания — конец июля—август (фаза бутонизации данного вида).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горя В. С. Алгоритмы математической обработки. Кишинев: Штиинца, 1978. 117 с. — *Гродзинский А. М., Марьюшкина В. Я., Хазиахметов Р. М., Онищенко Л. И.* Опыт статистического анализа ценотических отношений *Ambrosia artemisiifolia* с другими сорными компонентами в некоторых сообществах степной зоны Украинской ССР // Фитоценология антропогенной растительности. Уфа: Изд-во Башкирского ун-та, 1985. С. 40—48. — *Дзыбов Д. С.* Фитоценотический метод борьбы с амброзией полыннолистной — *Ambrosia artemisiifolia* L. // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 227—229. — *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 423 с. — *Звержановский М. И.* Птицы уничтожают амброзию // Защита растений. 1974. № 6. С. 29. — *Злобин Ю. А.* Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского гос. ун-та, 1989. 145 с. — *Инструкция* по борьбе с амброзией. М.: Колос, 1974. 23 с. — *Ковалев О. В.* Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (*Ambrosieae, Asteraceae*) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 7—23. — *Кузнецова В. Г., Нарчук Э. П.* Насекомые, обитающие на амброзии на Черноморском побережье Кавказа // Там же. С. 224—226. — *Малышев Л. И.* Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления // Биол. науки. 1981. № 3. С. 5—20. — *Марьюшкина В. Я.* Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев: Наук. думка, 1986. 117 с. — *Марьюшкина В. Я.* Оптимизация экологических условий рудеральных местообитаний и некоторых агрофитоценозов // Тез. Всесоюзн. совещ. Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности (27—30 сентября 1988 г.). Ижевск: Изд-во Удмуртского гос. ун-та, 1988. С. 142—143. — *Мар'юшкіна В. Я., Міркін Б. М., Хазіахметов Р. М.* Оцінка стратегії *Ambrosia artemisiifolia* L. методом статистичного аналізу ценоклину // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44, № 2. С. 24—26. — *Миркин Б. М.* Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 5. Геоботаника. М: ВИНИТИ, 1984. С. 139—234. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* О сукцессиях растительных сообществ // Экология. 1984. № 6. С. 3—13. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Резник С. Я., Ковалев О. В., Марьюшкина В. Я.* и др. Конфигурация распределения амброзиевого полосатого листоеда (Zygoramma suturalis F., Coleoptera, Chrysomelidae)в зоне высокой плотности популяции // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, вып. 2. С. 244—250. — *Харкевич С. С.* Пути использования и охраны природной флоры // Интродукция растений и зеленое строительство. Киев: Наук. думка, 1973. С. 5—8. — *Харкевич С. С.* Основные черты становления дальневосточного очага адвентизации флоры и синантропизации растительности. // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Материалы совещ. 1—3 февраля 1989 г. М.: Наука, 1989. С. 89—91. — *Armesto J. J., Pickett S. T. A.* Removal experiment to test mechanisms of plant succession in old fields // Vegetatio. 1986. Vol. 66, N 2, P. 85—93. — *Auld B. A., Coote B. G.* Prediction of pasture invasion by *Nasella trichotoma* (*Gramineae*) in south east Australia // Prot. Ecol. 1981. Vol. 3, N 4. P. 271—277. — *Grime J. P.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester: J. Wiley and Sons, 1979. 371 p. — *Hils M. H., Vankat J. L.* // Species removals from a first — year old field plant community // Ecology. 1982. Vol. 63, N 3. P. 705—711. — *Rice E. L.* Allelopathy. New York; San-Francisco; London: Acad. Press, 1984. 422 p.

Центральный республиканский ботанический сад
АН УССР
Киев

Получено 2 VII 1990

УДК 581.141/142 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

М. Г. Николаева

УЧАСТВУЕТ ЛИ АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА В РЕГУЛЯЦИИ ПРОЦЕССОВ ФОРМИРОВАНИЯ И ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН?

M. G. NIKOLAEVA. DOES THE ABSCISIC ACID REALLY TAKE PART IN THE REGULATION OF SEED FORMATION AND GERMINATION?

Принято считать, что основная роль абсцизовой кислоты (АБК) состоит в торможении процессов роста растений, и в частности прорастания семян. Однако появляются факты, которые заставляют пересмотреть эту точку зрения. Высокое содержание АБК наблюдается в семенах не только покоящихся, но и не имеющих покоя. Количество АБК падает как под влиянием холодной стратификации, так и в тепле, хотя покой при этом не нарушается. Высокое содержание АБК не препятствует протеканию ростовых процессов в созревающих семенах. Не удается индуцировать состояние покоя путем обработки непокоящихся семян раствором АБК даже в концентрации 10^{-3} мг/л. Сделан вывод, что АБК не играет приписываемой ей роли гормонального регулятора процессов формирования и прорастания семян.

Один из наиболее важных вопросов физиологии растений — вопрос о регуляции процессов роста и развития растений. В настоящее время распространены две в общем сходные точки зрения. По мнению одних авторов, эта регуляция осуществляется соотношением стимуляторов и ингибиторов различной природы (Кефели, 1974; Кан, 1982, и др.); по мнению других (Николаева, 1974, 1982; Кулаева, 1982; Полевой, 1982; Дёрфлинг, 1985, и др.), — балансом только фитогормонов. Согласно этим представлениям, к веществам, стимулирующим рост и развитие растений, относятся гиббереллины (ГБ), цитокинины (ЦТК) и индолилуксусная кислота (ИУК); к веществам, ингибирующим эти процессы, — абсцизовая кислота (АБК) и фенолы (Кефели, 1974; Кан, 1982), а также ИУК в супероптимальных концентрациях (Холодный, 1935; Thiman, 1937; Николаева, Далецкая, 1963; Николаева, 1982; Иванова, 1985).

Несмотря на то что изучению биохимических и физиологических свойств этих веществ посвящена большая литература, их природа и роль остаются во многом неясными. Это объясняется сложностью химического состава большинства физиологически активных веществ, крайне низким их содержанием и несовершенством методов исследования.

Особенно спорным является вопрос о физиологической роли АБК, открытой более 30 лет тому назад. Первоначально АБК обнаружили в составе так называемого β-ингибиторного комплекса, который был выделен из почек некоторых

Содержание АБК (оценка степени подавления роста колеоптилей пшеницы) в экстрактах из набухших семян с разным типом покоя (Николаева и др., 1978)

Вид	Тип покоя	Рост колеоптилей, % от контроля (в воде)
Fraxinus excelsior	Глубокий морфофизиологический	22
Acer tataricum	Глубокий физиологический	70
Malus domestica	То же	40
*Prunus avium**	» »	68
*Cornus mas**	» »	70
Fraxinus lanceolata	Промежуточный физиологический	62
Caragana arborescens	Покоя нет	40
*Pistacia vera**	То же	10

Примечание. «*» — торможение прорастания семени усилено или вызвано присутствием косточки. По *Pistacia vera* приведены данные М. Г. Рафиевой и М. Г. Николаевой (1983).

деревьев, клубней картофеля, а также плодов разных растений (Varga, 1957; Hemberg, 1961, и др.). Одним из наиболее активных компонентов комплекса оказалась АБК (Wareing, Ryback, 1970). Сейчас известно, что АБК содержится в различных частях многих растений, в том числе, в семенах. После дискуссий было признано, что это вещество следует считать (нередко с оговорками) фитогормоном (Пасешниченко, Гусева, 1970; Николаева, 1974, 1982; Петрова, 1976; Кулаева, 1982; Полевой, 1982, и др.). Среди свойств АБК наиболее ярко выражена способность тормозить рост растений. В частности, она подавляет распускание почек и прорастание семян многих видов растений. Эти наблюдения привели к представлению о том, что АБК играет если не ключевую, то весьма существенную роль в регуляции ростовых процессов, определяя состояние покоя растений и их семян.

Ряд исследователей пытался доказать прямую корреляцию между глубиной покоя семян и содержанием в них АБК. Так, набухшие семена *Fraxinus americana,* которые прорастают только после 3 мес холодной стратификации, богаче АБК, чем семена *F. ornus,* не имеющие покоя (Sondheimer et al., 1968). Параллелизм содержания АБК и глубины покоя обнаружен у семян видов клена — *A. tataricum* и *A. ginnala* (Петрова, Николаева, 1974), трех видов *Rosa—R. canina, R. arvensis* и *R. rugosa* (Уолтон, 1982) и т. д. Было установлено, что образование покоящихся почек березы, клена явора и некоторых других видов при наступлении короткого дня сопровождается повышением содержания в них ингибиторов роста, в частности, АБК. Она содержится в зрелых и незрелых плодах. В процессе созревания семян количество АБК нередко значительно увеличивается, а при наступлении зрелости снижается. Вместе с тем ее довольно много в зрелых покоящихся набухших семенах. При выходе из покоя и в семенах, и в почках содержание этого вещества снижается. Например, у семян шиповника *Rosa canina* после стратификации оно составляло всего 10 % от исходного (Уолтон, 1982). Сообщается об уменьшении АБК под влиянием холодной стратификации в семенах яблони, лещины, ясеня обыкновенного, клена татарского и ряда других видов (Петрова, Николаева, 1974; Николаева, Воробьева, 1979; Уолтон, 1982). Таким образом, значительное количество данных говорит о связи между покоем семян и почек и содержанием в них АБК.

Ряд фактов дал основание считать, что рост растений и прорастание семян в значительной мере регулируются балансом АБК и ГБ.

Во-первых, эти вещества, согласно имеющимся данным, синтезируются из общего предшественника — мевалоновой кислоты. Во-вторых, выход из покоя семян сопровождается не только снижением уровня АБК (Петрова, 1976), но и увеличением активности ГБ (Далецкая, 1980). В-третьих, АБК устраняет стимулирующий эффект обработки ГК. Наряду с ГБ и АБК важная роль отводится третьей группе фитогормонов — ЦТК (Кан, 1982, и др.).

Накопленные факты, казалось бы, убедительно говорят об ответственности АБК за торможение роста и, следовательно, за покой растений и, в частности, семян, а также об ее участии в регулировании процессов формирования и прорастания последних (Левак, Рудницкий, 1982; Кефели и др., 1989). В качестве альтернативного представления высказывалось предположение, что АБК только индуцирует покой, но не обязательна для поддержания этого состояния (Dure, 1975; Петрова, 1976, и др.).

Однако за истекшее время накопилось довольно много фактов, требующих пересмотра этих взглядов (см.: Black, 1980—1981; Walton, 1980—1981; Уолтон, 1982; Дёрфлинг, 1985, и др.). Уолтон (1982) указывает, что общее содержание АБК в тканях часто не отражает их физиологического состояния.

Ниже рассматриваются факты, которые противоречат представлениям об ответственности АБК за поддержание или хотя бы за индукцию состояния покоя. В основном они получены для семян.

Содержание АБК в зрелых семенах

Определение содержания АБК проводят, как правило, в набухших семенах. Правда, значительное количество ее обнаружено и в сухих семенах, например, некоторых видов клена, характеризующихся покоем разной глубины (Webb, Wareing, 1972; Петрова, Николаева, 1974; Webb et al., 1973a, b, и др.). Не меньшее количество АБК содержится и в семенах *Acer saccharinum,* вообще не имеющих покоя и способных прорастать в тепле сразу после созревания в течение нескольких дней (Rudnicki, Suszka, 1969). Из данных, приведенных в таблице, следует, что значительное количество АБК содержится в семенах с глубоким морфофизиологическим и физиологическим покоем и в семенах, не имеющих покоя. Так, весьма значительное количество АБК имеется в семенах *Pistacia vera*, торможение прорастания которых связано только с присутствием косточки, и в семенах *Caragana arborescens*, успешно прорастающих при 25 °С. Не выявлена удовлетворительная корреляция между глубиной покоя и содержанием АБК в семенах разных видов *Avena* и *Pyrus* (Walton, 1980).

Таким образом, говорить о существовании связи между наличием или глубиной покоя зрелых семян и содержанием АБК нет оснований. В тех случаях, когда параллелизм обнаруживается, часто не учитываются различия в особенностях строения отдельных элементов исследуемых семян, их роль в торможении прорастания и характер локализации АБК в них.

Динамика содержания АБК в семенах в зависимости от стратификации при разной температуре и при прорастании

Показано, что в покоящихся почках и семенах содержание АБК снижается под влиянием условий, способствующих выходу их из покоя, в частности под влиянием холодной стратификации. Однако такое же, а зачастую еще более сильное снижение уровня АБК в семенах происходит под влиянием теплой стратификации, хотя семена при этом не выходят из покоя. Это явление у семян *Fraxinus excelsior* можно объяснить тем, что в условиях теплой стратификации у них происходит довольно интенсивный процесс доразвития зародыша (Николаева, Воробьева, 1979). Однако оно имеет место и у многих других растений, для семян которых характерно полное развитие зародыша, в частности у *Fraxinus americana* (Sondheimer et al., 1968), *Acer tataricum* (Петрова, Николаева, 1974), *Malus domestica* (Balboa-Zavala, Dennis, 1977; Левак, Рудницкий, 1982), *Corylus avellana* (Williams et al., 1973), *Prunus persica* (Diaz, Martin, 1972), у видов родов *Pyrus, Avena* и некоторых других (Walton, 1980). Семена большинства этих растений выходят из покоя только под влиянием довольно длительного пребывания при низкой температуре. Очевидно, что холодная стратификация — единственный путь нарушения глубокого покоя — не является обязательным условием снижения уровня АБК, а снижение уровня АБК не обеспечивает выход семян из такого покоя.

Не ясна судьба АБК при прорастании семян (см.: Уолтон, 1982). Содержание АБК при прорастании семян желтой акации падает (Николаева и др., 1978). Однако у фасоли (Берестецкий и др., 1985) прорастание семян сопровождается значительным возрастанием АБК во всех частях проростка.

Динамика нативной АБК в процессе формирования и созревания семян

Можно считать доказанным, что в ходе формирования и созревания семян происходят значительные изменения в содержании ГБ, ЦТК и ИУК, а также АБК. Характер этих изменений у разных видов несколько варьирует (Goodwin, 1978). В большинстве случаев на ранних фазах формирования семена содержат много ГБ и ЦТК. Накопление же АБК в плодах и в семенах имеет место позднее, начиная со средних фаз, когда деление клеток зародыша уже завершается, но еще происходит рост плода, семени и самого зародыша. Это было установлено у пшеницы (King, 1976; McWha, 1975 и др.,), арахиса (Narasimhareddy, Swamy, 1979), фисташки (Рафиева, Николаева, 1983), хлопчатника (Dure, 1975; Рафиева, 1990), сои (Quebedeaux et al., 1976). Более того, содержание АБК в плодах сои тем выше, чем интенсивнее их рост. У вишни уровень АБК в плодах наиболее высок на I и III фазах и падает на II фазе (Davison et al., 1976; цит. по: Goodwin, 1978), т. е. также не коррелирует с темпами роста плода. Повышение содержания АБК во время развития семени установлено у ячменя, томатов, груши и др. (Walton, 1980). Высокий уровень кислого ингибитора наблюдался во время развития зародыша *Acer pseudoplatanus*

(Thomas et al., 1973). Таким образом, очевидно, что высокое содержание АБК не препятствует ростовым процессам, происходящим во время формирования плодов и семян.

Для объяснения высокого содержания АБК в незрелых семенах было высказано предположение, что она предотвращает преждевременное прорастание семян и даже индуцирует состояние органического покоя. Правда, сведений о способности семян на разных фазах созревания к прорастанию и о содержании в них в это время АБК довольно мало. Тем не менее, они позволяют прийти к определенным выводам. Содержание АБК в семенах гороха, собранных на 24-й день после цветения и способных прорастать, только немногим ниже, чем в семенах, собранных на 16-й день и прорастать не способных (Eeuwens, Schwabe, 1975). В семенах пшеницы (King, 1976), когда содержание АБК особенно высоко, зародыши еще продолжают расти. После извлечения из семян 25—75 % из них способны прорастать. Семена *Caragana arborescens* (Рафиева, 1984) как незрелые, так и зрелые содержат большое количество АБК. Между тем незрелые семена находятся в неглубоком покое, а при созревании они выходят из него (Далецкая, 1971). Покой как зрелых, так и незрелых семян фисташки связан с тормозящим действием косточки. Зародыши и семена, лишенные косточки, успешно прорастают независимо от степени зрелости (Нимаджанова, Рафиева, 1981). Между тем семена фисташки на всех фазах развития очень богаты АБК (Рафиева, Николаева, 1983). Наконец, у хлопчатника высокая способность к прорастанию появляется у зародышей задолго до наступления зрелости (Dure, 1975). Так, 90% зародышей могут прорастать, когда еще происходит рост семени, в частности зародышевой оси (Рафиева, 1990). С наступлением зрелости семена впадают в состояние неглубокого покоя. Высокое содержание АБК обнаруживается и у незрелых семян (Dure, 1975) как в семенной кожуре, так и в зародышах (Рафиева, 1990). У арахиса (Narasimhareddy, Swamy, 1979) увеличивается содержание АБК в период созревания семян как покоящейся, так и непокоящейся разновидностей. Семена *Acer tataricum* впадают в состояние покоя задолго до наступления зрелости. М. Г. Николаева и Е. Н. Полякова (1971) установили, что чем раньше собраны семена этого клена, тем длительнее требуется стратификация для выведения их из покоя. При этом АБК присутствовала только в семенах поздних сборов.

Таким образом, отсутствует какая-либо связь между ходом формирования и способностью семян и их зародышей к прорастанию, с одной стороны, и динамикой АБК, с другой.

Возможность с помощью обработки раствором АБК индуцировать покой у непокоящихся семян

Делались многочисленные попытки индуцировать образование покоящихся почек у разных древесных растений (см. обзор: Петрова, 1976). Успех был достигнут лишь у некоторых видов. При этом, 3-летние наблюдения (Barros, Neill, 1989) показали, что уровень АБК в почках и других органах ивы не коррелирует с покоем почек.

Ряд авторов исследовал возможность индукции покоя у семян обработкой их раствором АБК. Низкие концентрации АБК (10^{-5}—10^{-4} мг/л) не тормозят начало роста зародышей из семян клена татарского, предварительно подвергшихся в течение 1 и 2.5 мес холодной стратификации, но даже стимулируют его, особенно рост корня. Лишь обработка раствором 10^{-3} мг/л приблизительно наполовину уменьшает число зародышей, тронувшихся в рост. В то же время она не действует или слабо действует на зародыши, начавшие расти (Николаева и др., 1973). Семена *Caragana arborescens*, вообще не имеющие покоя, не прорастают в растворе АБК 10^{-3} мг/л. Но достаточно перенести их в воду даже после двух недель выдерживания в таком растворе, как начиналось успешное прорастание (Петрова, Николаева, 1974). Так же легко прорастали семена *Chenopodium alba* и некоторых других видов, выдержанные в растворе АБК в течение двух недель (Karssen, 1968 и Cummins, 1973, цит. по: Уолтон, 1982). Семена *Pistacia vera*, лишенные косточки, успешно прорастали не только после обработки, но даже в растворе АБК 10^{-3} мг/л (Рафиева, Николаева, 1983).

Не удались также попытки с помощью АБК удлинить период холодной стратификации у семян клена татарского (Николаева и др., 1973). Как уже упоминалось, 2-дневная обработка раствором АБК 10^{-3} мг/л заметно снижала процент тронувшихся в рост при 20 °С зародышей и еще сильнее — семян без околоплодника, подвергшихся предварительно действию холодной стратификации. Между тем такая же обработка зародышей и семян как в начале, так и после 48 суток холодной стратификации не оказала никакого ингибирующего действия в условиях их дальнейшего пребывания на холоде. Иными словами, при низкой температуре АБК не оказывает тормозящего действия.

Представление об участии и роли АБК в покое и прорастании семян

Имеющиеся в настоящее время наблюдения говорят о том, что АБК в том или ином количестве содержится в большинстве растений. Преобладает она в плодах и, в частности, в семенах. Однако приходится согласиться с мнением M. Black (1980—1981), D. Walton (1980—1981), Уолтон (1982) и некоторых других, что представления о важной роли АБК в явлении покоя семян и почек весьма сомнительны. Факты, как говорящие об ее ингибирующем действии, так и указывающие на его отсутствие, не вызывают сомнения. К сожалению, существующий во многих работах предвзятый односторонний отбор фактов в пользу ответственности АБК за регуляцию процессов роста, отнюдь не способствует решению вопроса. Ярким примером этому является недавно вышедшая книга В. И. Кефели с соавторами (1989), где в разделе «Роль АБК в поддержании состояния покоя у растений» (гл. 3, с. 74—96) не упоминается ни одной работы, которая противоречит или подвергает сомнению развиваемое авторами положение о важной роли АБК в явлении покоя; не упоминаются даже обзорные статьи (Black, 1980—1981; Walton, 1980—1981; Уолтон, 1982). Более того, обращает на себя внимание не всегда корректное изложение данных. Например, на с. 94 указывается, что у фисташки «зародыш незрелых семян не способен к росту даже при удалении семенных покровов». Между тем один из авторов рассматриваемой в книге статьи (Бардинов, Нимаджанова, Власов, 1988, цит. по: Кефели и др., 1989) в другой статье (Нимаджанова, Рафиева, 1981), как мы ранее указывали, сообщает, что зародыши, особенно их оси, и сами незрелые семена успешно растут и в тепле, и на холоде, как только приобретают устойчивость к загниванию. Большие сомнения вызывают изложение и трактовка там же работы M. Rypak и A. Kamenicka (цит. по: Кефели и др., 1989).

Рассмотренные нами материалы говорят о следующем.

1. Физиологический покой вызывается не АБК, хотя не исключено, что при определенных условиях она может оказывать на прорастание тормозящее действие.

2. Присутствие АБК, нередко в больших количествах, не препятствует нормальному ходу формирования плодов и семян и, в частности, росту зародыша и отложению запасных веществ. Не исключено, что и накопление на сравнительно поздних фазах созревания семян таких физиологически активных веществ, как ИУК и АБК связано с последним процессом.

3. Высокое содержание АБК не предотвращает возможность преждевременного прорастания семян и не индуцирует у них состояние покоя. Напротив, на ряде примеров (пшеница, фисташка, хлопчатник и некоторые другие) доказано, что большое количество АБК в незрелых семенах не мешает им и их зародышам прорастать при благоприятных условиях. А у желтой акации и покой незрелых семян, и выход из него при созревании связаны с высоким уровнем АБК.

4. Имеющиеся данные говорят о том, что особенно высокое содержание АБК, так же как и многих других метаболитов, скорее всего характерно для семян и плодов определенных систематических групп растений. Известно, что жирами особенно богаты семена растений из родов *Linum, Helianthus, Juglans, Euonymus* и ряда других. Для сем. *Fabaceae* характерно высокое содержание в семенах белков. В большом количестве иногда содержатся некоторые физиологически активные вещества, например, индолацетонитрил — в семенах видов рода *Fraxinus*, глюкобрассицин — в семенах видов рода *Brassica*. В семенах рода *Acer* (Петрова, Николаева, 1974; Thomas et al., 1973; Webb et al., 1973a, b), а также желтой акации, фисташки и хлопчатника содержится значительное количество АБК. Однако высокое содержание этих веществ, в том числе и АБК, не играют регуляторной роли в процессах формирования и прорастания семян.

5. Наблюдаемое действие АБК как нативной, так и экзогенной на прорастание семян можно объяснить наличием или отсутствием ферментативного механизма, способствующего инактивации (разрушению) АБК, а возможно изменению направления метаболизма по пути образования ГБ.

6. В общем АБК вряд ли представляет собой вещество, активно участвующее в регуляции процессов формирования и прорастания семян, а вернее — процессов роста и развития растений вообще. С этой точки зрения нет оснований рассматривать АБК в качестве фитогормона, участвующего в рассмотренных процессах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берестецкий В. А., Мусатенко Л. И., Городецкий А. В. Абсцизовая кислота в процессе созревания и прорастания семян // Фитогормональная регуляция роста и развития растений. Киев: Наук. думка, 1985. С. 125—138. — *Далецкая Т. В.* Прорастание семян акации желтой в зависимости от степени их зрелости и способов предпосевной подготовки // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск: Наука, 1971. С. 15—24. — *Далецкая Т. В.* Изменение активности гиббереллинов в семенах клена татарского при выходе их из покоя // Физиология растений. 1980. Т. 27, № 1. С. 113—120. — *Дёрфлинг К.* Гормоны растений. Системный подход. М.: Мир, 1985. 303 с. — *Иванова И. А.* Количественные аспекты действия фитогормонов // Фитогормональная регуляция роста и развития растений. Киев: Наук. думка, 1985. С. 72—79. — *Кан А. А.* Покой семян: смена концепций и теорий // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 47—71. — *Кефели В. И.* Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 253 с. — *Кефели В. И., Коф Э. М., Власов П. В., Кислин Е. Н.* Природный ингибитор роста — абсцизовая кислота. М.: Наука, 1989. 184 с. — *Кулаева О. Н.* Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. М.: Наука, 1982. 82 с. — *Левак С., Рудницкий Р. М.* Послеуборочное дозревание семян, нуждающихся в воздействии низкими температурами // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 226—253. — *Николаева М. Г.* Роль фитогормонов в процессах созревания и прорастания семян // Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. Иркутск: Изд-во СО АН СССР, 1974. С. 187—206. — *Николаева М. Г.* Покой семян и факторы его контролирующие // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 72—96. — *Николаева М. Г., Воробьева Н. С.* Изучение роли абсцизовой кислоты и индольных соединений в покое семян видов ясеня // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 1. С. 137—146. — *Николаева М. Г., Далецкая Т. В.* Изучение физиологически активных веществ в покоящихся семенах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 4. 1963. Т. 16. С. 49—63. — *Николаева М. Г., Петрова В. Н., Далецкая Т. В.* Действие абсцизовой кислоты отдельно и совместно с другими гормонами на рост зародышей и прорастание семян клена татарского // Физиология растений. 1973. Т. 20, № 6. С. 1117—1126. — *Николаева М. Г., Полякова Е. Н.* Способность к прорастанию семян клена татарского в зависимости от степени зрелости и содержания в них биологически активных веществ // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск: Наука, 1971. С. 7—15. — *Николаева М. Г., Полякова Е. Н., Разумова М. В., Аскоченская Н. А.* О механизме торможения прорастания в семенах желтой акации // Физиология растений. 1978. Т. 25, № 6. С. 1251—1261. — *Нимаджанова К. Н.*, *Рафиева М. Г.* Возникновение покоя у семян миндаля и фисташки в процессе созревания // Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян. Л.: Наука, 1981. С. 38—54. — *Пасешниченко В. А., Гусева А. Р.* Абсцизовая кислота — гормон покоя и регуляции роста растений // Усп. совр. биол. 1970. Т. 70, вып. 2. С. 182—191. — *Петрова В. Н.* Абсцизовая кислота — гормон растений // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 7. С. 1004—1016. — *Петрова В. Н., Николаева М. Г.* Изучение роли абсцизовой кислоты в покое семян клена татарского // Физиология растений. 1974. Т. 21, № 2. С. 343—350. — *Полевой В. В.* Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 249 с. — *Рафиева М. Г.* Способность к прорастанию и содержание АБК в семенах желтой акации (*Caragana arborescens*) в процессе созревания // Экологические проблемы семеноведения интродуцентов. Рига: Зинатне, 1984. С. 104. — *Рафиева М. Г.* Способность семян хлопчатника разной степени зрелости к прорастанию // Физиология семян. Душанбе: Дониш, 1990. С. 86—89. — *Рафиева М. Г., Николаева М. Г.* Ростовые вещества в семенах миндаля горького и фисташки в процессе созревания // Бюл. ГБС. 1983, вып. 128. С. 82—89. — *Уолтон Д. С.* Абсцизовая кислота // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 170—183. — *Холодный Н. Г.* К вопросу о роли гормонов при прорастании семян // Сов. ботаника. 1935. № 2. С. 19—38. — *Balboa-Zavala O., Dennis F. G. Jr.* Abscisic acid and apple seed dormancy // Journ. Amer. Soc. Hort. Sci. 1977. Vol. 102, N 5. P. 633—637. — *Barros R. S., Neill S. J.* The status of abscisic acid in willow as related to the induction of bud dormancy // Acta Physiol. Plant. 1989. Vol. 11, N 2. P. 117—123. — *Black M.* The role of endogenous hormones in germination and dormancy // Isr. Journ. Bot. 1980—1981. Vol 29. P. 181—192. — *Diaz D. H., Martin G. C.* Peach seed dormancy in relation to endogenous inhibitors and applied growth substances // Amer. Soc. Hort. Sci. 1972. Vol. 97, N 5. P. 651—654. — *Dure L. S.* III. Seed formation // Ann. Rev. Plant Physiol. 1975. Vol. 26. P. 259—278. — *Eeuwens C. J., Schwabe W. W.* Seed and pod wall development in *Pisum sativum* L. in relation to extracted and applied hormones // Journ. Exp. Bot. 1975. Vol 26, N 90. P. 1—14. — *Hemberg T.* Biogenous inhibitors // Handb. Pflanzenphysiol. 1961. Vol. 14. P. 1162—1184. — *Goodwin P. B.* Phytohormones and fruit growth // Phytohormones and related compounds. 1978. Vol. 2. P. 175—214. — *King R. W.* Abscisic acid in developing wheat grains and its relationship to grain growth and maturation // Planta. 1976. Vol. 132, N 1. P. 43—52. — *McWha J. A.* Changes in abscisic acid levels in developing grains of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Journ. Exp. Bot. 1975. Vol. 26, N 95. P. 823—827. — *Narasimhareddy S. B., Swamy P. M.* Abscisic acid-like inhibitors in the developing seeds of dormant and non-dormant varieties of peanut (*Arachis hypogea* L.) // Journ. Exp. Bot. 1979. Vol. 30, N 114. P. 37—42. — *Quebedeaux B., Sweetser P. B., Rowell J. C.* Abscisic acid levels in soybean reproductive structures during development // Plant Physiol. 1976. Vol. 58. P. 363—366. — *Rudnicki R. Suszka B.* Abscisic acid in non-dormant seeds of silver maple (*Acer saccharinum* L.) // Bull. Acad. Sci. Polon. Ser. biol. 1969. Vol. 17, N 5. P. 325—331. — *Sondheimer E., Tzou D. C., Galson E. C.* Abscisic acid levels and seed dormancy // Plant Physiol. 1968. Bd 43, H. 9. S. 1443—1447. — *Thiman K. V.* On the nature of inhibition caused by auxin // Amer. Journ. Bot. 1937. Vol. 24. P. 407—412. — *Thomas H., Webb D. P., Wareing P. F.* Seed dormancy in *Acer*: maturation in relation to dormancy in *Acer pseudoplatanus* // Journ. Exp. Bot. 1973. Vol. 24, N 82. P. 958—967. — *Varga M.* Examination of growth-inhibition substances separated by paper chromatography in fleshy fruits. II. Identification of substances of growth-inhibiting zones on the chromatograms // Acta biol. Szeged. N. S. 1957. Vol. 3, N 3—4. P. 213—223. — *Walton D. C.* Biochemistry and physiology of abscisic acid // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 453—544. — *Walton D. C.* Does ABA plays role in seed germination? // Israel Journ. Bot. 1980—1981. Vol. 29. P. 168—180. — *Wareing P. F., Ryback C.* Abscisic acid: a newly discovered growth-regulating substance in plants // Endeavour. 1970. Bd 29, N 107. S. 84—88. — *Webb D. P., Van Staden J., Wareing P. F.* Seed dormancy in Acer. Changes in endogenous cytokinins, gibberellins and germination inhibitors during the breaking of dormancy in *Acer saccharum* Marsh. // Journ. Exp. Bot. 1973a. Vol. 24, N 78. P. 105—116. — *Webb D. P., Van Staden J., Wareing P. F.* Seed dormancy in *Acer* // Journ. Exp. Bot. 1973b. Vol. 24, N 81. P. 741—750. — *Webb D. P., Wareing P. F.* Seed dormancy in *Acer*: endogenous germination inhibitors and dormancy in *Acer pseudoplatanus* // Planta. 1972. Vol. 104, N 2. P. 115—125. — *Williams P. M., Ross J. D., Bradbeer J. W.* Studies in seed dormancy. VII. The abscisic acid content of the seeds and fruits of *Corylus avellana* L. // Planta. 1973. Vol. 110, N 4. P. 303—310.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 6 XII 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26
© 1991

Г. К. Хурсевич, Н. В. Рубина

НОВАЯ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ КОМБИНАЦИЯ В РОДЕ *ACTINOCYCLUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

G. K. KHURSEVICH, N. V. RUBINA. A NEW TAXONOMIC COMBINATION IN THE GENUS *ACTINOCYCLUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Изучение морфологии створок *Coscinodiscus lobatus* Rub. из нижнемиоценовых отложений Западно-Сибирской низменности в сканирующем электронном микроскопе позволило уточнить его таксономическую принадлежность и перевести в род *Actinocyclus*.

В составе пресноводной раннемиоценовой флоры Западной Сибири первоначально по данным световой микроскопии был выделен в качестве одного из стратиграфически значимых таксонов *Coscinodiscus lobatus* Rub. (Рубина, 1967). Проведенные в настоящее время детальные электронно-микроскопические исследования створок этого вида позволили обнаружить ультраструктурные элементы, присущие роду *Actinocyclus* Ehr. (Fryxell, Hasle. 1974; Hasle, 1977; Bradbury, 1984; Andersen et al., 1986; Макарова, 1990, и др.). Описание новой комбинации вышеупомянутого рода приведено ниже.

Actinocyclus lobatus **(Rub.) Rub. et Churs. comb. nov.** — *Coscinodiscus lobatus* Rub. 1967, Нов. сист. низш. раст. 4 : 66, табл. I, 6—8; табл. II, 1—4.

Клетки одиночные. Панцирь дисковидный, со вставочными ободками. Створки круглые, со слабовогнутым или слабовыпуклым центром, редко слабо концентрически-волнистые, 43—108 мкм диам. Ареолы локулярные с крибрумом на наружной поверхности и фораменом на внутренней, (9)11—13 в 10 мкм по радиусу створки, расположены в радиальных рядах, 11—14 в 10 мкм, образующих плотные, нечетко выраженные пучки. Центральное поле небольшое, с двумя—несколькими (до 16) изолированными ареолами, либо отчетливо не выражено. На границе лицевой части створки и загиба обычно имеется гиалиновое кольцо с неровными зигзагообразными краями. По его наружному краю размещены лопастевидные выросты (шипы) с разнообразными очертаниями в апикальной части и ложный узелок. Загиб створки 5—8 мкм выс., со структурой из 8—11 мелких ареол в вертикальных и косопересекающихся рядах, 18—22 в 10 мкм. Кольцо двугубых выростов (8—15 на створке) расположено в основании узких гиалиновых лучей, переходящих на загиб из краевой зоны лицевой части створки. Двугубые выросты на внутренней поверхности загиба представлены высокой узкой трубкой с расширенным концом и длинной подковообразной щелью, а на наружной поверхности открывается маленьким отверстием (см. таблицу, *1*—*8*).

От других известных в литературе пресноводных видов *Actinocyclus* (Хурсевич и др., 1990; Рубина, Хурсевич, 1990) отличается главным образом наличием лопастевидных выростов (шипов) на границе лицевой части створки и загиба.

Выделенный ранее из средне-верхнемиоценовых отложений Прибайкалья *Coscinodiscus lobatus* var. *sibericus* Tscher. (Черемисинова, 1971 : 54—56; табл. I, *7—9*) с учетом данных электронной микроскопии по совокупности выявленных диагностических признаков (развитию на створке преимущественно локулярных ареол с двусторонним велумом: крибрумом на наружной поверхности и куполовидным велумом на внутренней; иной морфологии двугубых выростов и наличию соединительных «лопастей» со структурой, визуально напоминающей сплошной крибрум ареол на наружной поверхности створки) переведен в новый род *Lobodiscus* Lupik. et Churs. gen. nov. (Лупикина, Хурсевич, 1991).

Пресноводный вымерший вид.

Ранний миоцен — Западная Сибирь (абросимовская свита).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К. Lobodiscus — новый род диатомовых водорослей класса *Centrophyceae* // Альгология. 1991, № 3. — *Макарова И. В.* К морфологии и таксономии *Actinocyclus octonarius* и *Coscinodiscus radiatus (Bacillariophyta)*, выращенных в культуре // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 1. С. 27—30. — *Рубина Н. В.* Новые виды рода *Coscinodiscus* Ehr. из туртасской свиты Западно-Сибирской низменности // Нов. сист. низш. раст. 1967. Т. 4. С. 63—68. — *Рубина Н. В., Хурсевич Г. К.* Новые представители рода *Actinocyclus (Bacillariophyta)* из позднего олигоцена Западной Сибири // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1565—1567. — *Хурсевич Г. К., Моисеева А. И., Козыренко Т. Ф., Рубина Н. В.* Новые таксоны рода *Actinocyclus (Bacillariophyta)* из неогеновых пресноводных отложений СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1439—1442. — *Черемисинова Е. А.* Новые и интересные виды диатомовых водорослей из неогена Прибайкалья // Нов. сист. низш. раст. 1971. Т. 8. С. 52—66. — *Andersen R. A., Medlin L. K., Crawford R. M.* An investigation of the cell wall components of *Actinocyclus subtilis (Bacillariophyceae)* // J. Phycol. 1986. Vol. 22. P. 466—479. — *Bradbury J. P.* Fossil *Actinocyclus* species from freshwater Miocene deposits in China and the United States // Proceedings of the Seventh International Diatom Symposium, Philadelphia, August 22—27, 1982. Koenigstein: Otto Koeltz, 1984. P. 157—171. — *Fryxell G. A., Hasle G. R. Coscinodiscineae*: some consistent patterns in diatom morphology // Beih. Nova Hedw. 1974. Beih. 45. S. 69—96. — *Hasle G. R.* Morphology and taxonomy of *Actinocyclus normanii* f. *subsalsa (Bacillariophyceae)* // Phycologia. 1977. Vol. 16, N 3. P. 321—328.

Институт геохимии и геофизики АН БССР
Минск
Индустриальный институт
Тюмень

Получено 24 V 1990

УДК 582.547.1(477.85)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

В. П. Ткачик

О ЗАПАДНОУКРАИНСКОМ *ARUM MACULATUM* (*ARACEAE*)

V. P. TKACHIK. ON THE WEST-UKRAINIAN *ARUM MACULATUM* (*ARACEAE*)

Обоснована замена названия *Arum maculatum* для западноукраинских аронников на *A. immaculatum*.

Произрастание аронников (род *Arum* L.) на западе Украины было известно еще в начале XIX в. Так, W. Besser (1822) приводит для Западной Подолии два вида: *Arum maculatum* L. и *A. orientale* Bieb. Такого же мнения придерживается и монограф сем. *Araceae* Neck. во «Флоре СССР» О. И. Кузенева (1935). О. Д. Висюлiна (1950), заменив *A. orientale* на *A. besserianum* Schott, оставила в списке видов рода *A. maculatum* и привела для него 4 местонахождения: Львовская обл., Яворовский р-н, окр. с. Домажир; Ивано-Франковская обл., Городенковский р-н, окр. п. г. т. Чернелица; Тернопольская обл., Борщовский р-н, окр. сел. Монастырок и Нивра.

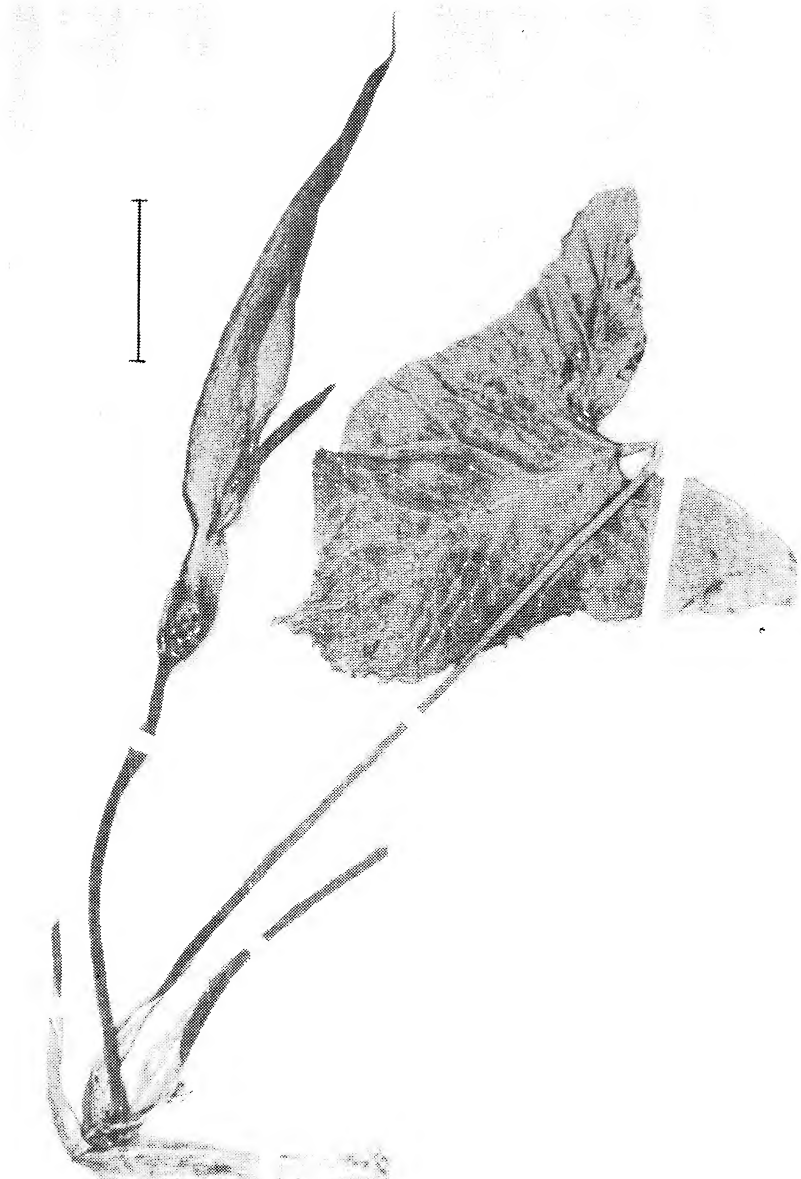


Рис. 1. Гербарный образец *Arum immaculatum* Reichenb. Общий вид растения. Масштабная линейка — 5 см.

После публикаций М. Г. Попова (1949) и С. С. Харкевича (1952) *A. maculatum* был принят и для Украинских Карпат (Вісюліна, 1965; Мринський, 1977; Иконников, 1979). В 1981 г. О. М. Дубовик показала, что в Карпатах произрастает не *A. maculatum*, а *A. alpinum* Schott et Kotschy, который С. С. Иконниковым (1979) приводится для всей Подолии вместо *A. besserianum*. В той же работе Дубовик опровергает указания В. В. Кононова и Н. Ф. Мальковой (1974) о произрастании *A. maculatum* в Молдавии, Кры-

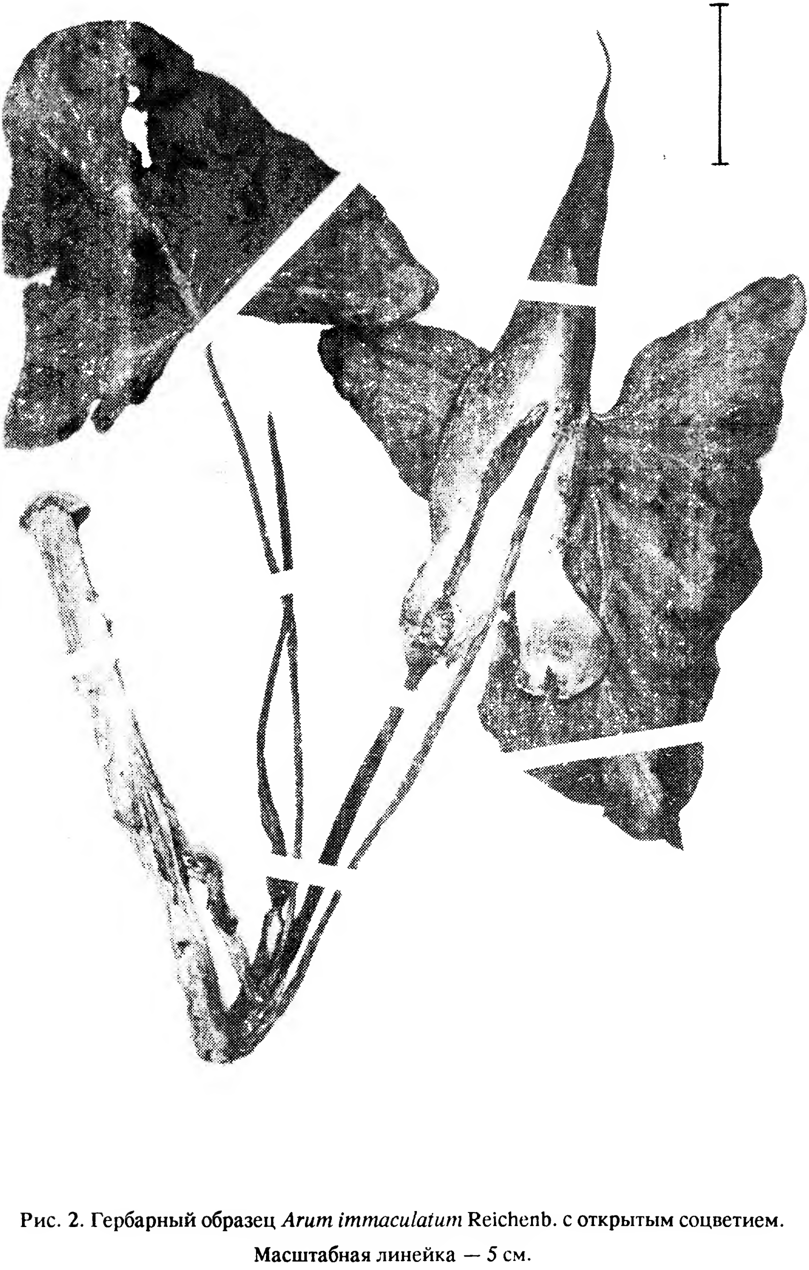


Рис. 2. Гербарный образец *Arum immaculatum* Reichenb. с открытым соцветием.

Масштабная линейка — 5 см.

му и на Кавказе и делает вывод о том, что *A. maculatum* в СССР и вблизи его западных границ не произрастает. На основании упомянутой статьи Дубовик, работы автора (Ткачик, 1979) и его сборов с Прикарпатья, О. П. Мринский (1987) приводит для всей Подолии и Карпат только один вид аронников: *A. besserianum* и лишь в примечании указывает, что в горах частично произрастает *A. alpinum*. Таким образом, *A. maculatum* фактически исключен из списков флоры Украины и Советского Союза.

В 1979 и повторно в 1990 гг. нами обследованы местонахождения аронников в окр. п. г. т. Чернелицы и г. Тернополя (с. Кутковцы). Сравнив собранные нами растения из вышеуказанных местонахождений с гербарными образцами *A. alpinum, A. besserianum, A. elongatum* Stev., *A. orientale, A. italicum* Mill., *A. maculatum, A. immaculatum* Reichenb. и *A. intermedium* Schur, имеющимися в нашем распоряжении, мы пришли к выводу, что они идентичны с *A. immaculatum*. Растения *A. immaculatum*, с которыми проводилась идентификация западноукраинских растений, собрал A. Lehman. Поскольку в отечественной литературе описание *A. immaculatum* отсутствует, приводим его ниже:

A. immaculatum Reichenb. 1830, Fl. Germ. excurs. 1 : 10. — *A. maculatum* auct. non. L.: Besser, 1822, Enum. pl. Volh. Pod.: 36; Кузенева, 1935, Фл. СССР, 3 : 485; Вісюліна, 1950, Фл. УРСР, 3 : 13; Вісюліна, 1965, Визн. росл. Укр, від. 2 : 142. — Аронник непятнистый (рис. 1, 2).

Многолетнее травянистое растение с крупным эллипсоидальным или яйцевидным приплюснутым клубнем. Листьев 3—5, на длинных, до 50 см, черешках, копьевидных. Цветонос короче черешков. Покрывало удлиненное, 16—30 см дл. с интенсивной грязно-фиолетовой окраской. Булава конусовидная, 3—6 см дл. и 0.6—1.4 см диам., в 1.5—3 раза длиннее ножки придатка. Цветущие растения с сильным неприятным запахом. Стерильные цветки образуют на ножке придатка 3—5 колец. Плоды ярко-красные. Цветет в мае, плодоносит в августе—сентябре.

A. immaculatum значительно отличается от *A. maculatum*, за который принимался многими исследователями, более крупными размерами покрывала и булавы, отношением длины булавы к длине ножки придатка, наличием сильного неприятного запаха неоплодотворенных цветков и интенсивной грязно-фиолетовой окраской покрывала, а также соматическим набором хромосом. По данным A. Löve, D. Löve (1961), для *A. maculatum* $2n = 56$, в то время как для *A. immaculatum* $2n = 28$.

Таким образом, для запада Украины вместо названия *A. maculatum* следует принимать *A. immaculatum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вісюліна О. Д. Рід *Arum* L. // Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1950. Т. 3. С. 9—14. — *Вісюліна О. Д.* Рід *Arum* L. // Визначник рослин України. Київ: Урожай, 1965. С. 141—142. — *Дубовик О. М.* До питання номенклатури *Arum orientale* Bieb. // Укр. ботан. журн. 1981. Т. 38, № 1. С. 14—17. — *Иконников С. С.* Сем. *Araceae* Neck. // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 314—317. — *Кононов В. Н., Малькова Н. Ф.* Род аронник (*Arum* L.) в СССР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1974. Т. 2. С. 75—83. — *Кузенева О. И.* Сем. *Araceae* Neck. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 3. С. 478—491. — *Мринський О. П.* Рід *Arum* L. // Визначник рослин Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1977. С. 369. — *Мринский О. П.* Сем. *Araceae* // Определитель высших растений Украины. Киев: Наук. думка, 1987. С. 468—469. — *Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во МОИП, 1949. 303 с. — *Ткачик В. П.* Знахідка *Arum besseranum* Schott у Карпатах // Укр. ботан. журн. 1979. Т. 36, № 5. С. 487. — *Харкевич С. С.* Про деякі флористичні знахідки в межах Української РСР // Бот. журн. 1952. Т. 9, № 2. С. 74—78. — *Besser W.* Enumeratio plantarum hucusque Volhynia, Podolia, etc. Austriaca. Vilnae, 1822. 111 p. — *Löve A., Löve D.* Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species // Opera bot. A. 1961. N 5. P. 34.

Львовский государственный университет
им. И. Франко

Получено 4 VI 1990

УДК 582.547.1(477.85) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

О. Н. Дубовик

О НОМЕНКЛАТУРЕ ДВУХ БЛИЗКИХ ВИДОВ *ARUM ALPINUM* И *A. BESSERIANUM* (*ARACEAE*) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

O. N. DUBOVIK. ON THE NOMENCLATURE OF THE TWO CLOSELY RELATED SPECIES *ARUM ALPINUM* AND *A. BESSERIANUM* (*ARACEAE*) OF THE UKRAINIAN FLORA

Подтвержден видовой статус *Arum alpinum* (*A. maculatum* auct.) и *A. besserianum* (*A. immaculatum* auct.). Показана несостоятельность приведения как *A. immaculatum* Reichenb., так и *A. immaculatum* Schott для флоры Украины. Рассмотрен полиморфизм *A. besserianum* и *A. elongatum*.

На Украине произрастают 5 видов рода *Arum* L.: *A. albispathum* Stev. ex Ledeb., *A. alpinum* Schott et Kotschy, *A. besserianum* Schott, *A. elongatum* Stev., *A. orientale* Bieb. (Дубовик, 1981).

В. П. Ткачик[1] впервые указывает для территории Западной Украины *A. immaculatum* Reichenb., с чем мы не можем согласиться. Согласно нашим исследованиям, это вид из родства *A. italicum* Mill. с листьями одноцветными, зелеными. L. Reichenbach (1845 : 6), приводя морфологическое описание *A. italicum*, отмечает: «Variat etiam foliis concoloribus viridibus in Flora germanica excursoria *A. immaculatum* dictum, sed in horto culta falso pro indigena sumtum». Мы считаем, что во «Флоре Европы» этот вид приведен C. T. Prime (1980) под названием *A. italicum* subsp. *neglectum* (Townsend) Prime. Его ареал ограничен Западной Европой и Западным Средиземноморьем.

Ткачик несомненно имел в виду *A. immaculatum* Schott, 1860, Prodr., 92, который A. Engler, K. Krause (1920) вслед за P. Ascherson и P. Graebner (1904) низводят до уровня подразновидности: *A. maculatum* L. var. *A. vulgare* subvar. *immaculatum* Aschers. — Graebn. 1904, Synopsis II, 2 : 376.

Следовательно, *A. immaculatum* из сродства *A. maculatum*. Последний вид имеет цилиндрическую корневищеподобную форму клубней, а не сплюснуто-шаровидную или яйцевидно-эллипсоидальную, как у двух ранее описанных H. W. Schott видов: *A. alpinum* Schott et Kotschy и *A. besserianum* Schott, которые последующими исследователями (в том числе и Ткачиком) неоднократно принимались за *A. maculatum* var. *immaculatum* p. p. auct. et collect. (Terpo, 1973). Но в то же время Engler и Krause считают, что *A. immaculatum* соответствует *A. orientale* auct. sensu W. Besser (1822), указавшего для Западной Украины *A. maculatum* (с. 36, № 413); однако Besser в той же самой статье отказался от своего предыдущего определения и отнес украинские растения к *A. orientale* (с. 77) (Вісюліна, 1936).

Нужно отметить, что M. Bieberstein (1808 : 40), описывая новый для Крыма и Кавказа вид *A. orientale* Bieb., близкий к *A. maculatum*, в первую очередь обратил внимание на его непятнистые листья («Affine maxime *A. maculato.* Differt foliis minus dilatatis acutioribus constanter immaculatis»), несмотря на то, что иногда листья у *A. orientale* бывают пятнистыми. Гораздо существенней то обстоятельство, что западноевропейские и русские (Кононов, Молькова, 1974; Иконников, 1979) исследователи, не имея возможности изучить клубни *A. orientale*, ошибочно считали, что у него сплюснуто-шаровидные клубни (Дубовик, 1981). В итоге В. Н. Кононов и И. Ф. Молькова (1974) перепутали *A. orientale* с *A. maculatum* и привели последний вид для Крыма и Кавказа, а их ошибку повторил С. С. Иконников (1979). Впрочем, у *A. immaculatum* вполне могут быть сплюснуто-шаровидные клубни, поскольку A. Ascherson и P. Graebner, а также Engler и Krause включили этот вид вместе с *A. alpinum* и *A. besserianum* в объем вида *A. maculatum* s. l., у которого, по мнению Schott, сжатый, сплюснутый клубень (по: Молькова, 1975). Таким образом, до окончательного выяснения типа и диагноза *A. immaculatum* он останется nomen ambiguum. Возможно, это не вид, а только форма вида с непятнистыми листьями.

---

[1] См. статью В. П. Ткачика «О западноукраинском *Arum maculatum* (*Araceae*) в данном выпуске.

Судя по описанию растения, приведенного Ткачиком, и изучив собранный им гербарий, можно утверждать, что он собрал *A. besserianum* Schott, вид, описанный с территории Западной Украины. Еще в 1973 г. С. К. Черепанов отмечал, что *A. besserianum* Schott = *A. maculatum* auct. non L. Это растение, как мы уже отмечали, имеет сплюснуто-шаровидные клубни, а не цилиндрические, как у *A. maculatum*.

Род *Arum* является одним из древнейших на территории Украины родов тропического происхождения, представители которого произрастают в лесах. Поскольку виды этого рода — мезофиты и даже гигромезофиты, то у них в первую очередь эволюционировали подземные органы. Для систематики видов рода *Arum* первостепенное значение имеет форма клубней: цилиндрических у более южных (*A. maculatum* и *A. orientale* Bieb.) или сплюснуто-шаровидных у более северных (*A. besserianum*, *A. alpinum* и *A. elongatum* Stev.). В то же время пары видов с разной формой клубня, которые растут на соседних территориях, имеют между собой габитуальное сходство, т. е. *A. maculatum* похож на *A. alpinum* и *A. besserianum*, а *A. orientale* — на *A. elongatum*, что неоднократно приводило к неправильным трактовкам этих видов в литературе.

Нельзя сбрасывать со счетов и тот факт, что *A. maculatum* был описан Линнеем из Западной Европы первым в роде в 1753 г., поэтому под этим названием часто фигурировали другие виды до того, как они были отличены от *A. maculatum*. Но даже и после того, как видовой состав той или иной страны уточнялся, *A. maculatum* оставляли в составе ее флоры, независимо от того, рос он на данной территории или нет.

Ткачик исходил из того факта, что Е. Д. Висюлина (Вiсюлiна, 1950) для равнинной части Западной Украины во «Флоре УССР» привела не один, а два вида: *A. besserianum* и *A. maculatum* — и указала для последнего 4 местонахождения, которые и привлекли внимание автора статьи. Но при этом Ткачик не обратил внимание на то, что Висюлина непосредственно исследовала *A. besserianum* (она цитирует изученные ею гербарные образцы), а *A. maculatum* приведен ею на основании литературных источников, т. е. она не имела возможности лично убедиться в его произрастании на территории Украины. М. Г. Попов (1949) привел для Карпат *A. maculatum* тоже по литературным данным, а С. С. Харкевич (1952) указывает 2 конкретных местонахождения *A. maculatum* для горных лесов Закарпатья, исключительно опираясь на авторитет Попова и не ставя перед собой задачу критического пересмотра видов рода *Arum* на Украине.

Венгерский исследователь А. Тегро (1973) тщательно исследовал европейские виды рода *Arum* и пришел к выводу, что *A. maculatum* в СССР и вблизи его западных границ не произрастает, замещаясь двумя видами: *A. alpinum* и *A. besserianum*. Что же побудило Ткачика вернуться к этому вопросу? Он собрал гербарные образцы, размеры покрывала и булавы которых превосходят, как он считает, таковые у *A. besserianum* ((Висюлина приводит размер пластинки покрывала 11—15(18) см дл., а Ткачик указывает длину всего покрывала 16—30 см) и *A. maculatum*. Справедливости ради нужно отметить, что в разных литературных источниках по-разному трактуются размеры *A. maculatum*. Но упоминаемый нами Тегро указывает следующие цифры: покрывало у *A. maculatum* 12.0—25.0(30.0) см дл., а булава 3—7 см дл., т. е. булава даже крупнее по сравнению с цифрами, приведенными Ткачиком (3—6 см). Таким образом, диагноз того или иного вида зависит от тщательности проводимых исследований, что в данном случае доказал и Ткачик. Он сравнивает приводимый им *A. immaculatum* с *A. maculatum*, который не растет на Украине, и с *A. besserianum*, растущим на территории Западной Украины. В литературе высказывается неоднозначное отношение к последнему виду. Видовой статус его не всегда признается. Например, согласно Иконникову (1979) и Черепанову (1981), *A. besserianum* является синонимом *A. alpinum*. Действительно, это 2 очень близких вида. Согласно Тегро (1973) у *A. alpinum* цветоносные стебли равны черешкам листьев, а у *A. besserianum* более короткие; кроме того, у *A. alpinum* покрывало и булава меньше, чем у *A. besserianum*, а ножка больше, а не наоборот, как это было ошибочно показано нами в 1981 г. вслед за Висюлиной.

Как известно, булава вместе с ножкой початка образуют придаток, состоящий из верхних стерильных цветков и превращающийся в так называемый осмофор — носитель запаха, привлекающий мух-опылителей (Грудзинская, 1982).

Arum — тропикогенный род, по мере продвижения на север у него вырабатывались и закреплялись признаки, способствующие его процветанию, в том числе шло увеличение длины булавы для усиления запаха. На Украине встречаются два вида, растущих на северо-восточной границе распространения рода: *A. besserianum* (длина булавы 1.5—6 см) и *A. elongatum* (длина булавы 4.5—10 см). Оба вида имеют резкий неприятный запах во время цветения. Одновременно с этим шло уменьшение цветоносных стеблей и ножек початка, что, возможно, связано с сокращением времени вегетации при продвижении на север и в горы. Кроме того, на границе ареала рода увеличивается полиморфизм видов, что способствует их выживанию. В частности, западноукраинский *A. besserianum* более полиморфный и более обычный, чем горный центральноевропейский вид *A. alpinum*, известный нам с территории Украины из нескольких пунктов в Закарпатской обл.: Перечинский р-н, окр. с. Турьи Поляны, буковый лес на берегу р. Шипот, 19 V 1981, В. Ткачик; Свалявский р-н, окр. с. Поляны, буковый горный лес на берегу р. Пинии, 19 V 1981, В. Ткачик; Межигорский р-н, окр. с. Вучково, буковый лес на берегу р. Рики, 18 V 1981, В. Ткачик.

По всей вероятности, *A. alpinum* (*A. orientale* auct.) растет на территории Молдавии. Согласно И. Ф. Мольковой (1975), он не пахнет во время цветения и имеет длинные цветоносы.

Нужно отметить, что *A. elongatum* тоже полиморфный вид, включающий 2 формы: с короткими цветоносами (в частности, в горах Крыма (Кононов, Молькова, 1974)) и с длинными цветоносами (*A. orientale* auct.).

В настоящее время P. Boyce (1989) разработал внутриродовую классификацию рода *Arum*, согласно которой род делится на 2 подрода. Почти все виды, за исключением западносредиземноморского вида *A. pictum* L., принадлежат к subgenus *Arum*, состоящему из двух секций. К sect. *Arum* (растения с цилиндрической формой клубней) отнесены *A. italicum* и *A. maculatum*. В sect. *Dioscoridea* (Engler) Boyce (растения со сплюснуто-шаровидной формой клубней) включен *A. alpinum* (subsect. *Alpina* Boyce, растения без запаха) и *A. elongatum* (subsect. *Dischroochiton* Schott, растения с резким запахом во время цветения). *A. orientale* рассматривается в качестве лектотипа последней подсекции.

Совершенно очевидно, что *A. orientale* из родства *A. maculatum* и должен быть перенесен в sect. *Arum* в качестве отдельной подсекции *Orientalia* Dubovik ined., в которую мы помещаем и *A. maculatum*. Что касается *A. besserianum*, о котором Boyce не упоминает, то он должен быть включен в subsect. *Dischroochiton*. Таким образом, *A. besserianum* (incl. *A. immaculatum* auct.) более близкий вид по отношению к *A. elongatum* и дальше отстоит от *A. alpinum*.

В заключение статьи еще раз подчеркнем, что Ткачик вслед за Висюлиной (Вісюліна, 1936, 1950) не придает важного диагностического значения подземным органам рода *Arum*, но в отличие от Висюлиной, которая считала, что *A. maculatum*, *A. besserianum* и *A. elongatum* могут иметь как сплюснуто-шаровидные, яйцевидные, так и продолговатые (цилиндрические) клубни, он конкретно указывает для *A. immaculatum* auct. яйцевидный приплюснутый клубень, а также удлиненное покрывало и большое количество кругов стерильных цветков на ножке придатка. Два последних признака включены H. Schott в его диагноз *A. besserianum* Schott (Вісюліна, 1936).

Что касается интенсивной грязно-фиолетовой окраски покрывала у *A. immaculatum* auct. в отличие от *A. besserianum*, у которого покрывало зеленоватое, внутри частично фиолетовое, реже коричневатое (Вісюліна, 1936, 1950), то этот признак так же способствует привлечению мух-опылителей, как и крупная булава, и может быть объяснен полиморфизмом *A. besserianum*.

Таким образом, *A. immaculatum* в понимании Ткачика не имеет ни одного признака, по которому его можно отделить от *A. besserianum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вісюліна О. Д. До систематики українських представників роду *Arum* L. // Журн. Інституту ботаніки АН УРСР. 1936, № 8(16). С. 37—44. — *Вісюліна О. Д.* Рід кліщинець — *Arum* L. // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 9—14. — *Грудзинская И. А.* Семейство аронниковые (*Araceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 466—493. — *Дубовик О. М.* До питання номенклатури *Arum orientale* Bieb. // Укр. ботан. журн. 1981. Т. 38, № 1. С. 14—17. — *Иконников С. С.* Сем. *Araceae* Juss. // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 314—317. — *Кононов В. Н., Молькова Н. Ф.* Род аронник (*Arum* L.) в СССР // Нов. сист. высш. раст. 1974. Т. 11. С. 75—83. — *Молькова Н. Ф.* Род Аронник (*Arum* L.) во флоре СССР: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Кишинев, 1975. 23 с. — *Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во МОИП, 1949. 303 с. — *Харкевич С. С.* Про деякі флористичні знахідки в межах Української РСР // Укр. ботан. журн. 1952. Т. 9, № 2. С. 74—78. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Ascherson P., Graebner P.* Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Leipzig, 1902—1904. Bd 2, N 2. 530 s. — *Besser W.* Enumeratio plantarum hucusque Volhynia, Podolia etc. collect. Austriaceae—Vilnae, 1822. 111 p. — *Bieberstein M.* Flora taurico-caucasica. Charkoviae. Vol. 2. 407 p. — *Boyce P. A.* New classification of *Arum* with keys to the infrageneric taxa // Kew Bull. 1989. Vol. 44, N 3. P. 383—395. — *Engler A., Krause K. Arum* L. // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1920. Bd 4. S. 67—99. — *Linné C.* Species Plantarum. Ed. 1. Holmiae. 1753. T. I, II. 1200 p. — *Prime C. T. Arum* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1980. Vol. 5. P. 269—271. — *Reichenbach L.* Icones florae Germanicae et Helveticae. Lipsiae, 1845. Vol. 7. 40 p. — *Terpo A.* Kritische Revision der *Arum*-arten des Karpatenbeckens // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 1973. T. 18, fasc. 1—2. S. 215—255.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР
Киев

Получено 10 I 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.532 : 551.782/791 : 581.9(479.25)
© 1991 г.

И. Г. Габриелян

POTAMOGETON PERFOLIATUS (*POTAMOGETONACEAE*) В СИСИАНСКОЙ ПЛИОЦЕНОВО-ПЛЕЙСТОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ (АРМЕНИЯ)

I. G. GABRIELJAN. *POTAMOGETON PERFOLIATUS* (*POTAMOGETONACEAE*) IN THE SISIANIAN PLIOCENE-PLEISTOCENE FLORA (ARMENIA)

Описан ископаемый рдест по отпечаткам листьев из сисианской свиты Армении (поздний плиоцен—ранний плейстоцен). На основании морфологии листа ископаемого материала вид определен как *Potamogeton perfoliatus*.

Остатки листьев рдеста в ископаемых флорах редки, и поэтому находки из Сисианского р-на Армении представляют большой интерес. Они найдены в слое диатомитовой глины, относящемся к сисианской свите (поздний плиоцен—ранний плейстоцен, Гохтуни, 1987), в окр. с. Брнакот (справа от дороги Сисиан—Брнакот, небольшой холмик) (рис. 1).

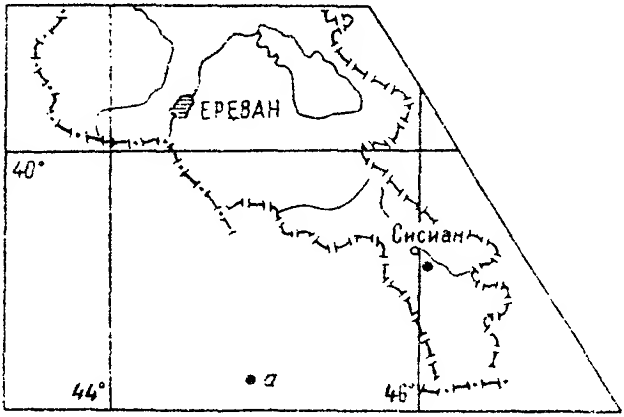


Рис. 1. Местонахождение ископаемого *Potamogeton perfoliatus* в Сисианском р-не Армении (*а*).

Впервые о наличии рдеста в сисианской палеофлоре написал А. Н. Криштофович (1939). Он имел всего один отпечаток участка листа и определил его как *Potamogeton* sp. Упоминание о *Potamogeton lucens* L. есть в работе А. Л. Тахтаджяна и А. А. Габриеляна (1948), но, к сожалению, без изображения.

В настоящее время в отделе систематики и географии растений Института ботаники АН Армении накопился достаточный материал для определения *Potamogeton* до вида. В коллекции имеется более 50 отпечатков листьев *Potamogeton* разной сохранности, иногда с примесью других растений (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*). Отпечатки листьев сравнивали с листьями совре-

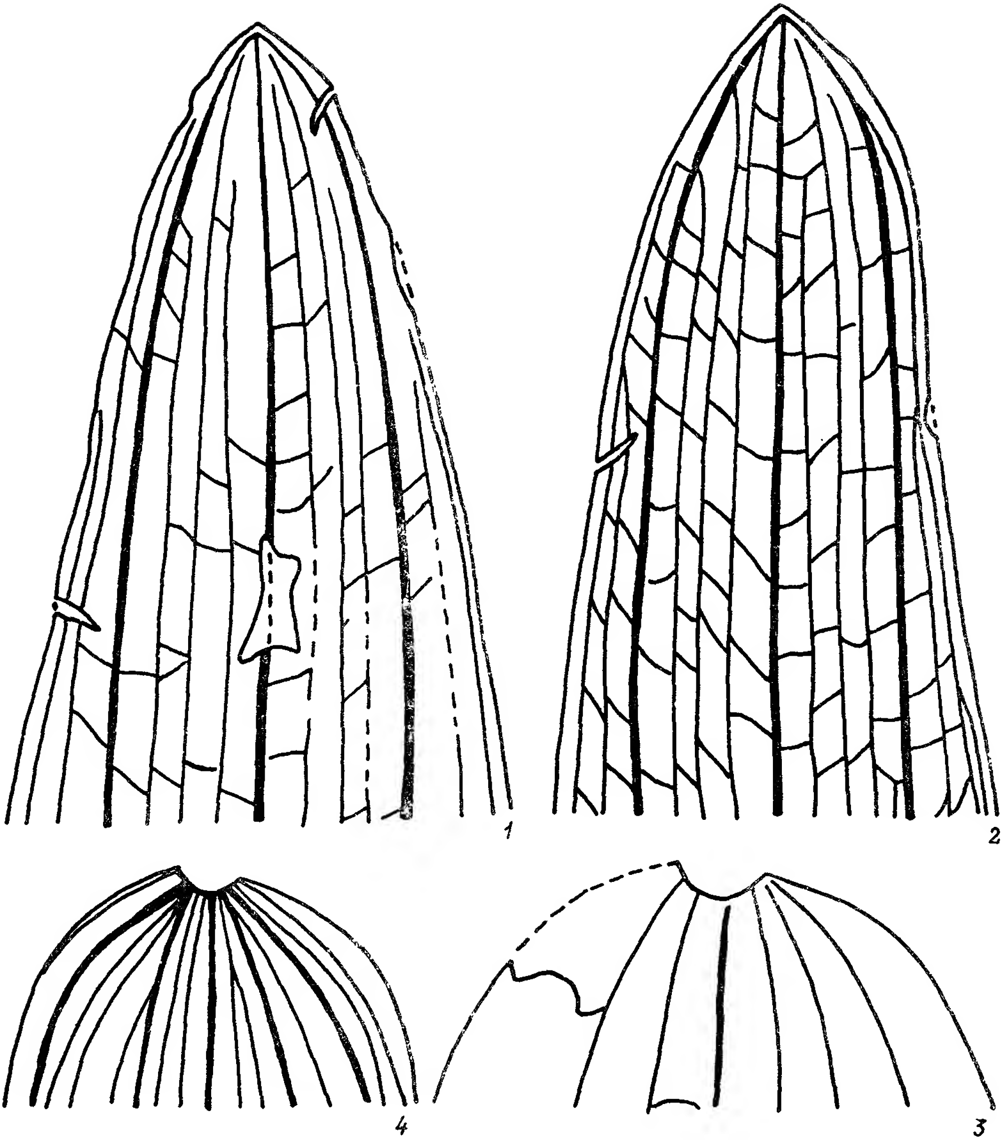


Рис. 2. *Potamogeton perfoliatus.*

1 — обр. 30/811, ×*5* (см. таблицу, *1*); *2* — современный лист из Гербария БИН АН СССР (Кавказский сектор), ×*5* (см. таблицу, *3*); *3* — обр. 30/812, ×4 (см. таблицу, *5*); *4* — современный лист из Гербария БИН АН СССР (Кавказский сектор), ×4 (см. таблицу, *6*).

менных видов из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, а также Гербария Института ботаники АН Армении. Выяснилось, что отпечатки листьев ископаемого рдеста из Брнакота не отличаются от листьев современного *Potamogeton perfoliatus* L.

Potamogeton perfoliatus L.
(см. таблицу, *1—10*; рис. 2, *1—4*)

Описание образцов. Листья простые, цельнокрайные, сидячие, различающиеся по форме (продолговато-яйцевидные и яйцевидные) и размерам

(2.1—7.5 см дл., 0.9—2.1 см шир.). Верхушка притупленная, основание сердцевидное, стеблеобъемлющее (рис. 2). Жилкование слабо-дуговидное и дуговидное. Главные жилки в количестве 11—21, из них 3—5 более толстые; центральная жилка широкая, простая. Поперечные жилки редкие, отходят от главных под различными углами (35—80°) (рис. 2, *1*, *2*).

Исследованные образцы: 30/755, 30/760—765, 30/768—769, 30/771—772, 30/800, 30/803—805, 30/807—812, 30/815—820, 30/822—828, 30/833, 30/838—839, 30/842, 30/844, 30/850, 30/1121, 30/1128—1129, 30/1131.

В коллекции имеются образцы с отпечатками мелких, яйцевидных листьев (см. таблицу, *7—9*), соответствующие верхним листьям современного *P. perfoliatus*, а также продолговато-яйцевидные крупные листья (см. таблицу, *2*, *10*), соответствующие нижним листьям *P. perfoliatus*. Кроме того, встречаются и листья всех промежуточных форм и размеров (см. таблицу, *5*). Такая вариабельность листьев — одна из отличительных черт *Potamogeton perfoliatus*.

Интересно отметить, что отпечатки листьев *Aponogeton* и *Potamogeton* в ископаемом состоянии не всегда легко различить. Основным отличительным признаком является центральная жилка. У *Aponogeton* центральная жилка составная, а у *Potamogeton* — простая (Жилин, 1974).

В группу видов *P. perfoliatus* входят: *P. perfoliatus*, *P. praelongus* Wulf. и *P. richardsonii* (A. Bennett) Rydberg. *P. perfoliatus* (Wiegleb, 1988) отличается от *P. praelongus* отсутствием на верхушке листа тупого колпачка и формой базальных жилок. У *P. praelongus* в верхней половине листа главные жилки иногда неразличимы по толщине. *P. richardsonii* характеризуется лучше выраженным сердцевидным основанием листовой пластинки и суженной, несколько завернутой верхушкой, чем и отличается от *P. perfoliatus* (Engler, 1907).

По жилкованию группа видов *P. perfoliatus* близка к группе *P. lucens*, но отличается формой листовой пластинки (Wiegleb, 1988).

P. perfoliatus очень полиморфный вид. Некоторые авторы считают его сборным видом и предлагают разделить его на несколько видов (Дорофеев, 1986). Среди других видов рода *P. perfoliatus* образует самое большое количество гибридов: из 43 гибридов рода 9 образовались с участием *P. perfoliatus* (Wiegleb, 1988).

Группа видов *P. perfoliatus* сформировалась, возможно, в миоцен—раннем плиоцене. Уже в позднем плиоцене она содержала много близких видов (Дорофеев, 1986). В настоящее время *P. perfoliatus* широко распространен по земному шару. Он заселяет водоемы Евразии, Северной Африки, Северной и Центральной Америки, Австралии. В Армении встречается от нижнего до верхнего горного пояса, в озерах, прудах, болотах, медленно текущих реках — в Верхнем Ахуряне, Лори, Апаране, Севане, Ереване, Дарелегисе, Шираке (Н. Ханджян, личное сообщение, 1990).

В пластах сисианской свиты кроме отпечатков рдеста найдено много отпечатков листьев других водных и прибрежных растений (*Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Salix*, *Acer*, *Betula*, *Ulmus* и др.). По-видимому, водоем, который был заселен рдестом, являлся местом аккумуляции остатков также других водных и прибрежных растений.

В заключение благодарю С. Г. Жилина и Н. Г. Гохтуни за оказанную помощь при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян Т. А. Диатомиты сисианского месторождения Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1974. 134 с. — *Гохтуни Н. Г.* Новые данные о сисианской ископаемой флоре (Армения) // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40, № 6. С. 500—503. — *Дорофеев П. И.* Ископаемые *Potamogeton*. Л.: Наука, 1986. 133 с. — *Жилин С. Г.* Первый третичный вид рода *Aponogeton (Aponogetonaceae)* // Бот. журн. 1974. Т. 59,

№ 8. С. 1203—1206. — *Криштофович А. Н.* К истории растительности бассейна Северной Двины и Закавказья // Бот. журн. 1939. Т. 24, № 5—6. С. 369—377. — *Тахтаджян А. Л., Габриелян А. А.* Опыт стратиграфической корреляции вулканических толщ и пресноводных отложений плиоцена и плейстоцена Малого Кавказа. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1948. 216 с. — *Engler A.* Das Pflanzenreich. Leipzig, 1907. P. 184. — *Wiegleb G.* Notes on pondweeds-outlines for a monografical treatment of the genus *Potamogeton* L. // Feddes Repert. 99 (1988). Berlin, 1988. P. 249—266.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 13 III 1991

УДК 581.9(470.3)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

С. Х. Шхагапсоев

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НОВИНКИ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ

S. Kh. SHKHAGAPSOYEV. FLORISTIC FINDINGS IN KABARDINO-BALKARIA

Приведены сведения о 4 редких для Кабардино-Балкарии видах сосудистых растений, один из которых (*Naumburgia thyrsiflora*) впервые указывается для Центрального Кавказа.

В последние годы в Кабардино-Балкарии найдены новые виды для Центрального Кавказа, республики, новые местонахождения редких и эндемичных видов (Портениер, 1988; Шхагапсоев, 1989). Такие данные имеют большое значение сейчас, когда планируется издание «Конспекта флоры Кавказа». Они позволяют уточнить ареалы некоторых видов растений и важны в целях охраны ботанических объектов.

В данном сообщении мы приводим новый вид для Кабардино-Балкарской АССР, а также новые места произрастания некоторых редких видов, не отраженные в печати. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Anemone caucasica Willd. ex Rupr. Редкий вид. По Северному Кавказу А. И. Галушко (1978) указывает для Осетинского, Западно-Кавказского и западной части Терского флористических районов; произрастает также во всех регионах Закавказья и Талыша (Гроссгейм, 1949). Нами растение собрано по правому борту ущелья р. Черек-Балкарский, на полностью заросших осыпях среди скально-лесного флороценотического комплекса на выс. ок. 1500 м над ур. м. близ горы Гюлчю-Тау (29 IV 1985). Популяция полночленная с преобладанием генеративных особей. Сопутствующими были *Corydalis marschalliana* Pers., *Primula* sp.

Cicer balcaricum Galushko. Редкий узкоареальный эндемик Кабардино-Балкарской АССР, описанный Галушко (1969) близ пос. Эльбрус. Впоследствии вид никем не собирался. Нами найдена небольшая популяция на крупно-каменистых осыпях между поселками Верхний Баксан и Эльбрус по левому берегу р. Баксан в комплексе с некоторыми петрофитами (*Astragalus humilis* Bieb., *Ziziphora puschkinii* Adam, *Viola rupestris* F. W. Schmidt) (24 VII 1987). Популяция неполночленная и состояла целиком из прогенеративных особей.

Galanthus nivalis L. subsp. *angustifolius* (G. Koss) Artjushenko. Эндемичный подвид, центрально-кавказский, включенный в Красную книгу РСФСР (1988). В Кабардино-Балкарской АССР отмечен в нескольких местах (окр. г. Нальчика, пос. Хасанья, Белой речки, пос. Карасу, по р. Черек-Безенгийский). За пределами республики встречается на г. Машук близ Кавказских Минеральных вод и в долине р. Юцы ок. Пятигорска (Михеев, 1976, 1979). Нами собран в Верхне-Балкарском лесничестве на Гюлчю-Тау в лесу на выс. 1600 м над ур. м. (10 V 1985).

В данном районе подснежник встречается небольшими куртинками из 2—6 особей. На площадках (100 м^2) таких куртин насчитывается 3—5. Популяция нормальная полночленная. Сопутствующими были *Merendera trigyna* (Adam) Woronow, *Primula* sp.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb. Монотипный род, распространенный в лесной и частично в степной зонах Евразии и Северной Америки. В европейской части СССР встречается во всех областях, кроме юго-востока (Лащенкова, 1977; Губанов и др., 1981). Ранее считалось, что южная граница ареала данного вида проходит по станице Елащевской по правобережью р. Хопра (Дугуян, 1984). Новое открытое нами местонахождение расположено более чем на 500 км южнее. Вид встречается по увлажненным местообитаниям у р. Гюлчю-Су — правого притока р. Черека-Балкарского — близ кордона 1 Кабардино-Балкарского госзаповедника на выс. 1600 м над ур. м. (16 VI 1985).

Гербарные экземпляры указанных видов хранятся в Кабардино-Балкарском госуниверситете, дублеты — в Кавказском секторе Гербария ботанического института АН СССР (LE).

В заключение выражаем признательность Т. Н. Поповой за просмотр некоторых найденных нами видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Новый вид рода *Cicer* с Кавказа // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1969. Т. 6. С. 174—176. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Ростов: Изд-во РГУ, 1978. Т. 1. 277 с. — *Губанов А. И., Новиков В. С., Тихомиров В. Н.* Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР. М.: Просвещение, 1981. 285 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 746 с. — *Дугуян Д. К.* Первоцветные // Флора Нижнего Дона. Ростов: Изд-во РГУ, 1984. 218 с. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Агропромиздат, 1988. 591 с. — *Лащенкова А. Н.* Сем. *Primulaceae* // Флора Северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1977. Т. IV. 311 с. — *Михеев А. Д.* Дополнение к флоре района Кавказских Минеральных Вод // Бот. журн. 1976. Т. 6, № 7. С. 973—979. — *Михеев А. Д.* Некоторые вопросы охраны ботанических объектов района Кавказских Минеральных Вод // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 2. С. 101—110. — *Портениер Н. Н.* Флористические находки в бассейне реки Черек-Безенгийский (Северный Кавказ. КБ АССР) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1756—1760. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шхагапсоев С. Х.* Находка *Euonymus nana* (*Celastraceae*) в Кабардино-Балкарии // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 117—118.

Кабардино-Балкарский государственный университет
Нальчик

Получено 2 IV 1990

УДК 581.9(470.51)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

О. Г. Баранова, А. Н. Пузырев

О НОВЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В УДМУРТИИ

O. G. BARANOVA, A. N. PUZIRJEV. ON THE NEW FLORISTIC FINDINGS IN UDMURTIA

Приведены сведения о местонахождениях 24 новых аборигенных видов растений в Удмуртии.

За последние годы маршрутные исследования флоры Удмуртии позволили выявить виды растений, которые ранее для территории республики не отмечались. Интересно то, что почти все найденные виды имеют северные или южные пределы своего распространения в Удмуртии.

Alisma gramineum Lej. Это растение, встречающееся в прилегающих к Удмуртии районах Башкирии и Татарии (Определитель растений ..., 1979; Определитель ..., 1988) мы нашли в конце июля 1989 г. в 1 км восточнее с. Быргында Каракулинского р-на. Оно росло по берегу небольшого водоема, находящегося на пойменном лугу р. Камы в сообществе с обычным в Удмуртии видом *Alisma plantago-aquatica.* Другая небольшая популяция обнаружена в августе 1990 г. на мелководье по левому берегу пруда в г. Камбарка.

Androsace elongata L. Довольно большая популяция этого лесостепного вида была найдена на крутом остепненном склоне к Нижнекамскому водохранилищу 3 VI 1990 в 4 км южнее д. Муважи Алнашского р-на.

Artemisia dracunculus L. Несколько особей обнаружено на острове р. Кама против с. Ныргында Каракулинского р-на в августе 1990 г., где они росли на пойменном лугу в лесостепном разнотравье. По нашему мнению, это местонахождение можно считать северным пределом естественного распространения вида.

A. latifolia Ledeb. Первые местонахождения полыни широколистной в Удмуртии были выявлены на ж.-д. насыпях. Оказалось, что этот вид благополучно чувствует себя и в естественных сообществах на территории республики и, вероятно, является реликтовым видом. Обнаружены 2 небольшие популяции. Одна популяция найдена на юге республики 8 VI 1989 по опушке соснового леса на склоне южной экспозиции в 4 км восточнее пос. Уральский Сарапульского р-на. Вторая популяция встречена на востоке республики 9 VIII 1989 в 1 км от с. Дебесы на лесистом склоне горы Байгурезь в сообществе с другими лесостепными видами, такими как *Campanula sibirica, Aster amellus, Anemone sylvestris.*

Betula nana L. Небольшая популяция этого гипоарктического вида была найдена в августе 1990 г. в 15 км северо-западнее с. Красногорское на открытом сфагновом болоте в сообществе с редким в Удмуртии видом *Vaccinium uliginosum.*

Carex bohemica Schreb. Обнаружен в 1 км восточнее пос. Канифольный Якшур-Бодьинского р-на на опушке соснового бора по берегу временного водоема в довольно большом количестве особей. Несмотря на позднее время сбора (6 X 1988), растения имели еще неосыпавшиеся плоды.

C. flacca Schreb. В гербарии УдГУ выявлен и определен этот вид. Он собран на болоте у пос. Пудем Ярского р-на Н. В. Ложкиной (16 VI 1961). Находка интересна тем, что данный вид встречается крайне редко в европейской части СССР.

C. heleonastes Ehrh. Отдельные особи найдены 12 VII 1990 в 5 км северо-западнее пос. Юберинский Перевоз Селтинского р-на на сфагновом болоте с сосновым лесом. Это местонахождение является одним из самых южных в европейской части СССР.

C. obtusata Liljebl. Встречен 19 V 1990 на остепненном коренном берегу р. Кечевки в 2 км от пос. Яган Малопургинского р-на в большом количестве особей вместе с *Astragalus falcatus, Aster amellus, Seseli libanotis, Geranium sanguineum* и другими лесостепными видами. Ближайшие находки этого вида известны с Урала и из Башкирии (Егорова, 1976).

C. tenuiflora Wahlenb. Единичные особи были обнаружены 5 VIII 1989 на небольшом сфагновом болоте в 0.5 км от пос. Валамаз Красногорского р-на, где они росли вместе с *Carex paupercula.* Указанное местонахождение относится к одному из наиболее южных на европейской равнине.

Crypsis schoenoides (L.) Lam. Произрастает в большом количестве особей на выбитом пойменном лугу р. Камы в 2 км восточнее с. Ныргында Каракулинского р-на вместе с *C. alopecuroides.* Мы не вполне уверены в естественном характере произрастания вида на территории Удмуртии, хотя он встречается в соседней Башкирии (Определитель ..., 1988).

Drosera anglica Huds. В значительном количестве особей выявлен на небольшом сфагновом болоте на окраине г. Камбарка в июне 1990 г. Находка росянки английской необычна тем, что найдена она на крайнем юго-востоке

Удмуртии, тогда как основные массивы сфагновых болот сосредоточены в центральной части Удмуртии, где поиски этого вида пока не дали положительных результатов.

Elatine alsinastrum L. Несколько цветущих и плодоносящих особей найдено в августе 1990 г. в 1 км южнее г. Камбарка в пойме р. Камы в небольшом стоячем водоеме.

Festuca polesica Zapał. Две небольшие популяции обнаружены по опушкам сосновых боров в 8 км южнее пос. Селычка Якшур-Бодьинского р-на (19 VII 1989) и в 0.5 км от д. Костоваты Воткинского р-на (9 VIII 1989).

Galium ruthenicum Willd. Возможность произрастания подмаренника русского в естественных условиях на территории Удмуртии уже рассматривалась (Баранова, Ильминских, 1988). Такая находка была сделана нами 11 VII 1989 на крутом травянистом склоне к Нижнекамскому водохранилищу в 4 км южнее д. Муважи Алнашского р-на.

G. tinctorium (L.) Scop. О находке этого вида на границе Удмуртии и Башкирии уже имелись литературные данные (Ефимова, 1972). Нами обнаружены по берегу Нижнекамского водохранилища в зарослях кустарников 2 популяции: в 2 км восточнее с. Быргында Каракулинского р-на (25 VII 1989) и в 4 км южнее д. Муважи Алнашского р-на (11 VII 1989). Еще одна популяция выявлена в 2 км южнее д. Варзи-Ятчи Алнашского р-на на остепненном склоне (2 VI 1990).

Hierochloë repens (Host) Beauv. Небольшая популяция найдена в 1—1.5 км юго-восточнее г. Камбарка в зарослях пойменных кустарников в долине р. Буй среди лесостепного разнотравья в июне 1990 г. До этого в республике находился только в качестве адвентивного растения на ж.-д. насыпях.

Leersia oryzoides (L.) Sw. В довольно большом количестве выявлен в октябре 1990 г. в нескольких местах на нарушенном берегу р. Камы в г. Сарапул в 0.5 км ниже речной пристани.

Peucedanum alsaticum L. Несколько особей этого лесостепного вида найдено на острове на р. Каме против с. Ныргында Каракулинского р-на в августе 1990 г. Указывается как часто встречающийся вид в прилегающих к Удмуртии районах (Определитель растений ..., 1979; Определитель ..., 1989). Вид находится на северном пределе распространения.

Rumex hydrolapathum Huds. Два местонахождения этого нового для Удмуртии вида найдены нами в июле—августе 1989 г. по берегам зарастающих стариц р. Камы. Первая находка сделана в 2 км восточнее с. Ныргында Каракулинского р-на, вторая — в 2—3 км северо-восточнее д. Симониха Сарапульского р-на (в 3—4 км северо-восточнее г. Сарапул). В июне 1990 г. щавель также обнаружен на зарастающих берегах и сплавинах пруда в г. Камбарка.

Scirpus radicans Schkuhr. Несколько экземпляров собрано группой студентов-биологов под руководством Н. Г. Ильминских в пруду у пос. Ершовка Камбарского р-на (в 1—1.5 км восточнее г. Сарапул на левом берегу р. Камы 9 VII 1988), где этот вид рос в прибрежной зоне. Через 2 года камыш неукореняющийся найден нами в г. Камбарка на левом и правом берегах пруда.

Scolochloa festucacea (Willd.) Link. Небольшая заросль обнаружена в пойме р. Позимь на восточной окраине г. Ижевска в конце июля 1990 г. на берегу небольшого зарастающего водоема.

Silene borysthenica (Grun.) Walters (*S. parviflora* (Ehrh.) Pers.). Обнаружена в стадии плодоношения небольшая популяция смолевки близ дороги в сосновом лесу на песке приблизительно в 0.5 км восточнее пос. Волковский Воткинского р-на в конце августа 1990 г.

Sisymbrium strictissimum L. Ранее для Удмуртии этот вид не отмечался, нами найдено 4 местонахождения. Небольшие популяции обнаружены в зарослях пойменных кустарников в трех районах республики: в пойме р. Позимь в 8 км западнее с. Завьялово (5 VI 1989), в пойме р. Варзинки на территории курорта «Варзи-Ятчи» в Алнашском р-не и в пойме р. Селычка в 0.5 км пос. Канифольный Якшур-Бодьинского р-на (29 VI 1990). Несколько неожиданной является еще одна находка 6 VII 1989 в 3 км северо-западнее с. Шаркан на крутом склоне с елово-сосновым лесом, что не свойственно экологической приуроченности этого вида.

Гербарные образцы перечисленных выше видов растений хранятся в гербарии Удмуртского университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г. Об интересных флористических находках в Удмуртии // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1988. Вып. 3, № 17. С. 106—108. — *Егорова Т. В.* Род Осока — *Carex* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 134—219. — *Ефимова Т. П.* Определитель растений Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972. 224 с. — *Определитель* высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1988. Т. 1. 316 с.; 1989. Т. 2. 375 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во КГУ, 1979. 372 с.

Удмуртский государственный университет
Ижевск

Получено 8 II 1991

УДК 581.9 (268.52)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

В. Б. Куваев, А. Д. Кожевникова, Т. А. Бучацкая

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА СИБИРЯКОВА

W. B. KUVAJEV, A. D. KOZHEVNIKOVA, T. A. BUCZACKAYA. ONCE AGAIN ON THE FLORA OF VASCULAR PLANTS OF THE SIBIRYAKOV ISLAND

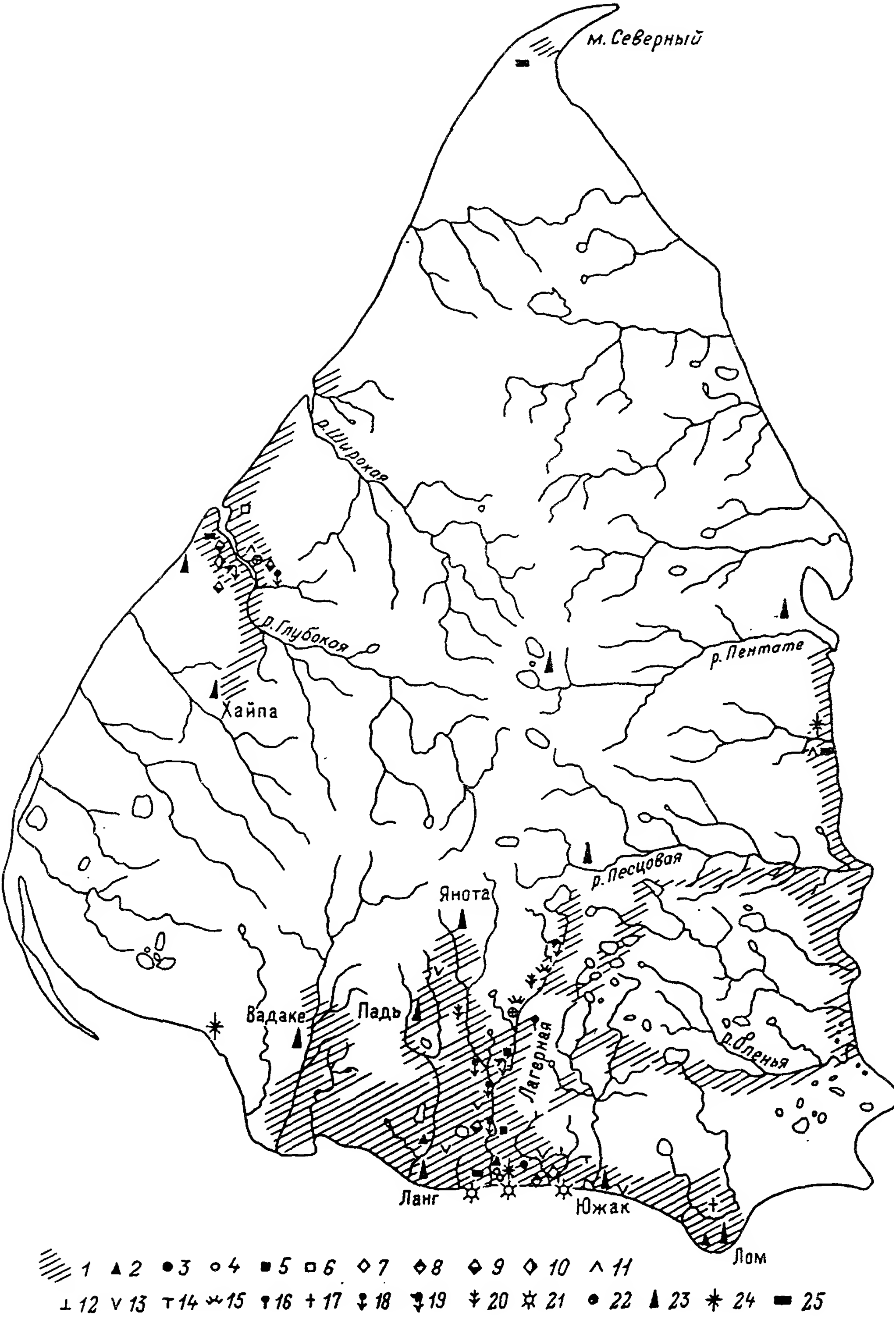
По данным А. И. Толмачева (1926, 1931), Н. В. Матвеевой, Л. Л. Занохи (1985), флора сосудистых растений о-ва Сибирякова насчитывала 99 видов. В 1989 г. авторы выявили 41 новый вид и подвид, 14 родов и 6 семейств.

Остров Сибирякова в Енисейском заливе исследовался А. И. Толмачевым (1926, 1931), Н. В. Матвеевой и Л. Л. Занохой (1985). В 1989 г. на острове работала организованная Е. Е. Сыроечковским экспедиция Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. Ботанические наблюдения проводились авторами с 4 VII по 23 VIII 1989 г. на всей территории острова, но больше на юге (см. рисунок). Коллекционировались сосудистые растения, мохообразные, лишайники и макромицеты. В обработке сосудистых растений приняли участие Н. Н. Цвелев, Т. В. Егорова, А. К. Скворцов, Б. А. Юрцев, О. В. Ребристая, Л. И. Иванина, Ю. П. Кожевников; приносим сердечную благодарность им, а также А. И. Кошелеву, Е. Л. Полещук и другим сотрудникам, содействовавшим гербаризации.

Крайне холодное даже для Заполярья лето и позднее начало вегетации ограничивало возможности флористических исследований. Тем не менее удалось обнаружить ряд новых таксонов сосудистых растений, характеризуемых ниже.

Исследованные территории и пункты нахождения вновь обнаруженных видов на о-ве Сибирякова.

1 — исследованные территории, *2* — *Carex glareosa*, *3* — *Salix glauca*, *4* — *Rumex arcticus*, *5* — *Ranunculus lanuginosiformis*, *6* — *Eutrema edwardsii*, *7* — *Draba lactea*, *8* — *D. fladnizensis*, *9* — *D. sambukii*, *10* — *Arabis umbrosa*, *11* — *Saxifraga cespitosa*, *12* — *S. hyperborea*, *13* — *S. oppositifolia*, *14* — *Chrysosplenium tetrandrum*, *15* — *Pachypleurum alpinum*, *16* — *Pyrola grandiflora*, *17* — *Empetrum nigrum* subsp. *subholarcticum*, *18* — *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *19* — *Polemonium boreale*, *20* — *Artemisia borealis* subsp. *ledebouri*, *21* — *Senecio atropurpureus*, *22* — *Saussurea tilesii*, *23* — вышки, *24* — маяки, *25* — избы.


м. Северный
р. Широкая
р. Глубокая
Хайпа
р. Пентате
р. Песцовая
Янота
Вадаке
Падь
Лагерная
р. Оленья
Ланг
Южак
Лом
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11
12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25

1. *Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. (*A. borealis* Trin.) Ю.[1] Обрывистый берег у устья р. Южаковой 22 VIII, № 1400-1. Сбор четко отличается от довольно многочисленных сборов типового подвида более длинными остями. Отличия в географизме отмечены ранее (Флора..., 1934, 2 : 155—156). Вослед Б. А. Юрцеву (1965) логичнее трактовать его как подвид.

2. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. Значительно мельче обычной на острове *Ph. concinna* (Th. Fr.) Lindeb.; метелка короткая, сжатая, нижние цветковые чешуи голые. Только Ю. и ЮВ., редко, на илистых грунтах: 1) на месте высохшего озерка; 2) правый берег правого притока р. Лагерной. Развивается позже *Ph. concinna*; возможно, из-за этого ранее не собирался.

3. *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. subsp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk. Отличается от очень обычного здесь *C. holmii* Lange шероховатыми не только по килям колосковыми чешуями (Цвелев, 1976). Редко, только Ю. : 1) песчаный скат правого берега правого притока р. Лагерной в 5.5 км от устья, 25 VII, № 1315-6; 2) у песцовой ловушки, 0.8 км к З. от устья р. Заланговой.

4. *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. subsp. *borealis* (Tr.) A. et D. Löve (*D. borealis* (Tr.) Roshev.) Карликовое растение с мелкими колосками (3—4 мм дл.). Ю., ЮВ., В. Сухие тундры с дриадой, реже сыроватые с зелеными мхами; пески. Наиболее обычный вид рода *Deschampsia;* отсутствие в прежних списках объяснимо только трудностями диагностики.

5. *D. cespitosa* subsp. *orientalis* Hult.: по Н. Н. Цвелеву (Арктическая..., 1964, 2 : 84—85) четко отличается от «subsp. *sukatschewii*» крупными колосками ок. 5 мм дл. и мог бы расцениваться как самостоятельный подвид. З., ЮВ., сухие обитания: 1) песчаный обрыв правого берега р. Глубокой, 2 км от устья, 1 VIII, 1335-7; 2) плоско-бугорковая тундра к З. от вышки Лом, 13 VIII.

6. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. subsp. *similis* (Rupr.) Tzvel. Сухопутное растение, сильно отличается от водного подвида subsp. *fulva* малочисленными колосками в метелке, узкими листьями и миниатюрными размерами (15—25 см выс.). Весь остров, преимущественно сырые тундры на пологих берегах озер и приречные обитания (3 VIII, № 1347-5, и др.).

7. *Eriophorum medium* Anderss. Одна из наиболее обычных пушиц, основная часть сборов которой определена Т. В. Егоровой. Отмечалась только на Ю.: возможно, поэтому отсутствует в публикациях прежних авторов, не посещавших юг острова. Мокрые осоковые и сырые тундры, берега озерков, нередко зарослями. Вид гибридогенный (*E. russeolum* Fr. × *scheuchzeri* Hoppe); встречаются растения, которые трудно отнести к нему или исходным видам (район маяка «Сибиряков Южный», №№ 1305-1, 1351-1).

Приводившийся ранее *E. vaginatum* L.[2] на острове очень редок. Единственный сбор: Ю., канавка стока в сырой тундре на правом берегу р. Заланговой, 8 VIII, № 1371-1 (отмечена также севернее изб в устье р. Лагерной). Листья — первый зеленый корм оленят и важенок; не исключено, что с этим связано выпадение вида из растительного покрова.

8. *Carex glareosa* Wahlenb. Сходна с *C. tripartita* All., но верхний колосок гинекандрический, остальные пестичные; сырые, видимо слабо засоленные обитания (а не нивальные и т. п. как у *C. tripartita).* В прежних источниках имеется трудно объяснимый разрыв ареала от западного берега Ямала до низовий р. Оленёк. Наши сборы сокращают этот разрыв. Только Ю.: 1) песчаный аллювий левого берега р. Лагерной в 1 км от устья, 5 VIII, № 1354-4; 2) лощина в ложбине стока, правый берег р. Заланговой в 2 км от устья, 11 VIII, № 1367-3; 3) лайды в 1 км к З. от вышки Лом, 13 VIII, № 1402-1.

---

[1] В статье приняты сокращения: В. — восток, Ю — юг, З. — запад, С. — север.

[2] Виды, уже отмечавшиеся прежними авторами, но по тем или иным причинам упоминаемые нами, приводятся без номера.

C. ursina Dew. заслуживает упоминания в силу редкости (у Толмачева, 1926, 1931, ее нет). Растение типично для лайд; возможно, редко коллекционируется из-за позднего начала вегетации на них. У нас единственный сбор: Ю., лайды по правому берегу речки в 150 м к З. от вышки Южак, у устья, 4 VIII, № 1349-5.

9. *Luzula tundricola* Gorodk. ex V. Vassil. Характеризовался как гибрид *L. nivalis* Laest. ex Spreng. × *wahlenbergii* Rupr.; распространен на широтах, близких к широте о-ва Сибирякова (СВ. Ямала, окр. Пясинского залива — Арктическая..., 1963, 4 : 43—44), но для острова не приводился. Очень редко. С.: сырая бугорковая тундра на мысу Северном, 3 VIII, № 1347—31 и др.

10. *Salix glauca* L. Отсутствие этого растения во флоре острова выглядело парадоксально. В действительности его очень низкорослая форма встречается, но крайне редко: сырая тундра между реками Лагерной и следующей к В. от нее, близ Ю. берега острова, 28 VII, № 1299—25 (определил Скворцов).

11. *Rumex arcticus* Trautv. Крайне редко, единично, только Ю.: 1) сырая мохово-пушицевая тундра у устья р. Лагерной, 1 VIII; 2) растительность с участием ивы монетовидной по окраине озера близ маяка «Сибиряков Южный», 13 VIII (вег., без гербария).

12. *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum (*Willd. ex Spreng.) Petrovsky. Несколько чаще и обильнее предыдущего, также только Ю.: сухие песчаные тундры на мысах и возвышениях по р. Лагерной 25 VII, №№ 1313-3, 1318-2; 6 VII.

13. *Stellaria peduncularis* Bunge. Растение очень обычное в Арктике, но не приводившееся для о-ва Сибирякова. На самом деле и здесь обыкновенно на Ю. и З. по обрывам у речек, по песчаным участкам полигональных тундр, в распадках стока, у песцовых ловушек. Пропуск в прежних работах малопонятен.

Cerastium arvense L. Редкое растение, представленное густожелезистой var. *taimyrense* Tolm.: 1) Ю. песчаные обнажения правого берега р. Вадако в 1.5 км от устья, 11 VIII, № 1394-1; 2) В., пески по берегу Енисейского залива у устья р. Пентате, 10 VIII.

Caltha arctica R. Br. В воде озерка близ избы на устье р. Глубокой (З.) найдена погруженная форма, 35 см выс. и более, напоминающая *C. serotina* Tolm. Отличается от нее 1-цветковыми неветвящимися более тонкими стеблями. Толмачев (Арктическая..., 1971, 6 : 129) для *C. arctica* отрицает плавающую форму, но в действительности наш сбор № 1344-3 от 2 VIII представляет именно ее (*C. arctica* R. Br. f. *submersa* Kuv.). *C. serotina* Tolm. 1971, Бот. журн., 56, 12 : 1791—1795 (тип № 1238, 21 VII 1970; № 1414, 24 VIII 1970) есть такая же погруженная форма *C. sibirica* (Regel) Makino f. *serotina* (Tolm.) Kuv.

14. *Ranunculus gmelinii DC.* Нами не найден указывавшийся ранее *R. hyperboreus* Rottb., но собрано данное растение (вег.), отличающееся тонко рассеченными листьями с заостренными кончиками; листья снизу голые. Ю., мелководные озерки и обводненные лощины: 1) между маяком «Сибиряков Южный» и вышкой Южак, 9 VIII, № 1351-2; 2) близ вышки Ланг, 8 VIII, № 1373.

15. *R. lanuginosiformis* Selin ex Fellm. (*R. borealis* Trautv. var. *pumilus* (Fellm.) Tolm.). Редкое карликовое растение 5(8) см выс. От *R. borealis* отличается помимо размеров листьями с усеченным или даже клиновидным основанием, простыми, чаще 1-цветковыми стеблями с крупными цветками, от *R. glabriusculus* Rupr. выраженным опушением. Только Ю.: 1) сырые распадки стока по левому берегу р. Лагерной, 2 км от устья, 5 VIII, № 1353-1; 2) невысокий бортик террасы р. Лагерной ок. 6 км от устья, 14 VII. Очень декоративно.

16. *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. Единственное нахождение — в медальонной травяной тундре, по характеру приближающейся к альпийской растительности, на правом берегу р. Широкой в 4—5 км от устья (переход от З. к центру острова), 21 VII, № 1552-1. По вытянутым цветочным стрелкам (до 25 см и более) с полуприжатым опушением и более мелкими цветками (лепестки не длиннее 20 мм) только желтой окраски (при отмирании

лепестков переходящей в черно-зеленую) легко отличается от обычного всюду *P. pulvinatum*. Уклоняется к *P. minutiflorum* Tolm.

P. pulvinatum Tolm. Одна из рас *P. radicatum* Rottb. s. l. Поразительно разнообразие цветковых форм: по окраске цветков могут выделяться ff. *lutea, alba, rosea, crocea*. P. Molgaard (1989) установил зависимость распространения форм P. radicatum с белыми и окрашенными (желтыми) цветами от климатических условий (устойчивость солнечной погоды). Одно из перспективнейших растений для озеленения населенных пунктов Заполярья.

17. *Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC. Отличительные признаки от указывавшейся ранее *C. groenlandica* L. — прямостоячие или косо вверх направленные одиночные или малочисленные стебли, яйцевидно-продолговатые (не почковидные) листья, вытянутое при плодах соцветие — недостаточно выражены, но все же позволяют разграничить эти 2 вида. Оба отмечались только на Ю. в суховатых и мезофитных тундрах между устьем р. Лагерной и вышкой Ланг, 20 VII, № 1302-13; 13 VIII, № 1395-3; 22 VIII.

18. *Eutrema edwardsii* R. Br. Вероятно, просматривается из-за сходства с *Cardamine bellidifolia* L. и некоторыми *Draba*. Только З.: сырая бугорковая тундра по правому берегу р. Глубокой 0.5 км от устья, 1 VIII, № 1340-10.

19. *Draba alpina* L. Только Ю., от вышки Ланг до вышки Лом, преимущественно на обрывистых песчаных берегах (№№ 1311—8, 5 VIII; 1393-1, 11 VIII; 1401-1, 13 VIII), реже в суховатых тундрах (№ 1395-1, 13 VIII).

20. *D. barbata* Pohle. От очень близкого вида *D. pilosa* DC., имеющего голые цветочные стрелки, сразу отличается довольно густым их опушением. В Арктической флоре СССР (1975, 8 : 115) подчеркивается редкость вида: его ареал доведен до левобережья Нижней Таймыры (карта 45): Находка на З. о-ва Сибирякова (водораздельная тундра на левобережье р. Глубокой к вышке Хайпа, 19 VII) отодвигает границу ареала на З. более чем на 500 км.

21. *D.fladnizensis* Wulf. f. *glabrata* (Ledeb.) Polozh.: Ю., распадок стока в суховатой тундре между маяком «Сибиряков Южный» и вышкой Южак, 4 VIII, № 1350-9.

22. *D. lactea* Alam. Редчайшая белоцветковая крупка с безлистной стрелкой; 1 находка — Ю., распадок стока между маяком «Сибиряков Южный» и вышкой Южак, 4 VIII, № 1350-16.

23. *D. sambukii* Tolm. Белоцветковая крупка с олиственным стеблем. Столь же редка, как и предыдущая. Только З.: сырая тундра между устьем и излучиной р. Глубокой по левому берегу, 2 VIII, № 1341-2.

24. *Arabis umbrosa* Turcz. (*Cardaminopsis umbrosa* (Turcz.) Czer.). Для Ю. и особенно З. нередкое растение: благодаря относительно крупным цветкам не может смешиваться с белоцветковыми крупками, поэтому пропуск у предыдущих исследователей трудно объясним. Сухие песчаные тундры, бугры по рекам Глубокой и Лагерной, 19 VII; №№ 1308-8, 22 VII; 1334-3, 1 VIII; 1342-1, 2 VIII.

25. *Saxifraga cespitosa* L. Крайне редкое. С.: пески по СВ. берегу острова ок. 1 км от р. Избяной к мысу Северный, 15 VII, № 1476-1.

S. *hyperborea* R. Br. Заслуживает быть отмеченным как редкое растение. Ю., сырая тундра между 1 и 2 речками к В. от р. Лагерной, 19 VII, № 1300-5. Ранее отмечено только Н. В. Матвеевой и Л. Л. Занохой (1985).

26. *S. oppositifolia* L. Пропуск этого характерного, ярко цветущего растения прежними исследователями объясним лишь тем, что они не работали на Ю.: здесь оно не редко в различных тундрах, по зарастающим обнажениям и т. п. Ряд сборов на отрезке от тригопункта Ланг до маяка «Сибиряков Южный» и восточнее; тяготеет к побережью Енисейского залива.

27. *Chrysosplenium alternifolium* L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult. 2 находки; только З.: понижение в водораздельной тундре между левым берегом р. Глубокой у устья и вышкой Хайпа, 19 VII; сырая бугорковая тундра по правому берегу р. Глубокой, 0.5 км от устья, 1 VIII, № 1340-9.

28. *Ch. tetrandrum* (Lund) Th. Fr. Единственная находка: Ю., ложбина с проточной водой между маяком «Сибиряков Южный» и речками Южаковыми.

29. *Rubus chamaemorus* L. Не является исключительной редкостью. Селится в мерзлотных канавках и понижениях между буграми в сырых тундрах. З.: между устьем и излучиной р. Глубокой по левому берегу, 2 VIII, № 1341-4; Ю.: водораздельная тундра 1 км севернее устья р. Лагерной, 2 VIII; левый берег р. Лагерной в 2 км от устья, 5 VIII, № 1323-12.

30. *Dryas octopetala* L. subsp. *subincisa* Jurtz. Примесь этого растения к доминирующей в дриадовых тундрах *D. punctata* Juz., видимо, очень невелика. Единственный образец, определенный Б. А. Юрцевым: Ю., между р. Лагерной и вышкой Ланг, 19 VII, № 1302-3.

31. *Epilobium palustre* L. Сем. *Onagraceae* ранее на острове не отмечалось. Наше растение собрано в вегетирующем состоянии, малохарактерно; до вида определено А. К. Скворцовым. Ю.: заболоченный мохово-осоковый луг в широкой ложбине стока 150 км к В. от вышки Южак, на мокрой почве, 9 VIII, № 1387-2.

Hippuris × *lanceolata* Retz. (*H. vulgaris* L. × *tetraphylla* L.). Матвеева и Заноха (1985) приводят *H. vulgaris*, возможно, как результат широкой трактовки вида. Наше растение — несомненно *H.* × *lanceolata:* Ю., мелководное озерко между вышкой Южак и р. Заюжаковой, 9 VIII, № 1381-1.

32. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. Единственный представитель никем не приводившегося сем. *Apiaceae.* Только Ю., песчаные террасы и откосы коренного правого берега р. Лагерной в среднем течении, ок. 5 км от устья, 14 VIII, № 1404-1; 19 VIII.

33. *Pyrola grandiflora* Rad. Еще один представитель нового для острова семейства. Вероятно, просматривается из-за смешения в вегетирующем состоянии с карликовыми ивами. 1 находка: Ю., в ложбине среди мохово-осоковой тундры по левому берегу р. Лагерной выше большого левого притока, 6 VIII, № 1356-1.

34. *Empetrum nigrum* L. subsp. *subholarcticum* (V. Vassil.) Kuv. stat. nov. (*E. subholarcticum* V. Vassil., Рефераты н.-и. работ за 1945 г. по Отд. биол. наук АН СССР, 1947 : 4). Единственный экземпляр найден А. Д. Кожевниковой в плоскобугристой сухой тундре с пятнами выпучивания между вышкой Лом и р. Ломовой, ЮВ., 13 VIII, № 1403-1, опр. Цвелев. Реликт от прежнего периода или результат заноса в последнее время?

35. *Androsace chamaejasme* L. subsp. *arctisibirica* Korobkov (*A. bungeana* Schischk. et Bobr.). Если пропуски таких раритетов как *Epilobium, Pyrola, Empetrum* (собранных нами лишь однажды) вполне понятны, то отсутствие в прежних публикациях проломника, являющегося массовым растением, по крайней мере на юге, парадоксально. Отмечен также на З. Большей частью по сухим прогреваемым тундрам, бровкам коренных берегов и т. п. Окраска венчика от белой, розовой до интенсивно пурпурной (№ 1298-22, 11 VIII).

36. *Polemonium boreale* Adam. Одно из очень декоративных местных растений. Ю., З.: развеваемые бугры и береговые откосы, обнаженные песчаные холмики по берегам более крупных речек Глубокой и Лагерной (2 VIII, № 1342-2; 6 VIII, № 1355-1; 14 VIII).

37. *Pedicularis sudetica* Willd. subsp. *albolabiata* Hult. По определениям Л. И. Иваниной более распространен на острове, чем приводившийся ранее subsp. *interioroides* Hult. В отличие от него занимает более сырые (до обводненных) осоковые и бугорковые тундры. Ю.: к В. от маяка «Сибиряков Южный» близ устья р. Лагерной, 21 VII, № 1303-1 и др.; З.: правый берег руч. Ближнего к С. от устья р. Глубокой, 31 VII, № 1330-2 и др.

38. *Matricaria hookeri* (Sch. Bip.) Czer. (*Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip.). Растение, переходящее из естественных береговых песчаных обитаний (обрывистые берега залива к З. от вышки Лом, 13 VIII, № 1401-2) на обитания антропогенные (у избы на устье р. Лагерной, 25 VII, № 1311-3; 15 VIII); в этом аналогично *M. perforata* Mérat.

39. *Artemisia borealis* Pall. subsp. *ledebouri* (Bess.) Ameljcz. По-видимому, приводимый в «Арктической флоре» (1987, 10 : 178—179) подвид *A. borealis* subsp. *richardsoniana* (Bess.) Korobkov и описанный В. П. Амельченко *A. borealis* subsp. *ledebouri* (Bess.) Ameljcz. (Флора..., 1980, 10 : 64—65) одно и то же.

Вероятно, не слишком редкое растение, но надземная часть развивается поздно и может просматриваться из-за невзрачности. Только Ю.: 1) песчаный скат правого берега крупного правого притока р. Лагерной в 5.5 км от ее устья, 25 VII, № 1315-3; 2) песчаный, весьма крутой склон к р. Лагерной, 22 VII.

40. *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. Как и предыдущее просматривается из-за позднего развития надземной части. Отмечался неоднократно, не только на Ю. по песчаным обрывам, бровкам берегов, суховатым тундрам (9 VIII, № 1389-1; 16 VIII); собран также в сырой мохово-осоковой тундре по левому берегу р. Лагерной у ее устья (19 VIII).

41. *Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb. Листья этого растения появляются ранее других видов Астровых. Отмечено не только на Ю., но и на З., что делает мало понятным пропуск в прежних работах. Прогреваемые песчаные береговые откосы и скаты по рекам Лагерная и Глубокая (№№ 1315-9, 1335-17; 25 VII, 2 VII).

Коллекции передаются в БИН АН СССР (LE) и МГУ (MW).

Предположение Матвеевой и Занохи (1985) о том, что флора острова есть одна конкретная флора, нуждается в изучении. Но мнение их и Толмачева (1931), что в ней едва ли многим больше 100 видов, свидетельствует, что наши прогнозы о флористическом богатстве пока затруднительны. Названными авторами обнаружено 99 видов. Нами за неполный сезон выявлен 41 новый вид и подвид, 14 родов (*Rumex, Eutrema, Arabis, Chrysosplenium, Rubus, Epilobium, Pachypleurum, Pyrola, Empetrum, Androsace, Polemonium, Matricaria, Senecio, Saussurea),* 6 семейств (*Onagraceae, Apiaceae, Pyrolaceae, Empetraceae, Primulaceae, Polemoniaceae*). Видовой состав сосудистой флоры возрос на 41.4%, и мы убеждены, что в ней еще будут обнаружены новые таксоны.[3]

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1960—1987. Вып. 1—10. — *Васильев В. Н.* Обзор видов рода *Empetrum* L. // Рефераты н.-и. работ за 1945 г. Отд. биол. наук АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 3—4. — *Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* О флоре и растительности острова Сибирякова // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 616—624. — *Толмачев А. И.* Предварительный отчет о поездке в низовья Енисея и в прибрежную часть Гыданской тундры летом 1926 г. // Изв. АН СССР. 1926. Т. 26. С. 1655—1680. — *Толмачев А. И.* Обзор сосудистых растений острова Сибирякова в Енисейском заливе // Тр. Ботан. музея (Ленинград). 1931. Вып. 23. С. 211-218. — *Толмачев А. И.* Поздноцветущая земноводная калужница *Caltha serotina* Tolm. sp. n. из Субарктической Сибири // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 12. С. 1791—1795. — *Флора* Красноярского края. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 1980. Вып. 10. 125 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Наука, 1934—1964. Т. 1—30. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Юрцев Б. А.* Новые растения из Восточной Якутии // Нов. сист. высш. раст. 1965. Т. 2. С. 307—322. — *Molgaard P.* Temperature relations of yellow and white flowered *Papaver radicatum* in North Greenland // Arct. and alp. Res. 1989. Vol. 21, N 1. P. 83—90.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР
Москва
Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Государственный Дарвиновский музей
Москва

Получено 19 VI 1990

---

[3] Это подтвердилось в 1990 г.: В. Б. Куваевым и А. Д. Кожевниковой на острове выявлены еще 2 новых семейства, 3 рода и до 10 видов.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582 (47+57)
© 1991 г.

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская, Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И ДРУГИХ РЕГИОНОВ СССР

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA, E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE SOVIET FAR EAST AND OTHER REGIONS OF THE USSR

Asteraceae

Brachyactis angusta (Torr. et Gray) Britt. (*B. ciliata* auct. fl. extremior.), **2n = =14**. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Русский, 2 км к западу от пристани Подножье, 1977, № 4901, Пробатова; о-ов Сахалин, на подъездных путях морского порта Корсаков, 1980, № 5867, Пробатова.[1]

Cosmos bipinnatus Cav., **2n = 24** (Э.Р.).[2] Приморский край, Надеждинский р-он, сорное на обочине грунтовой дороги в окр. пос. Таежный, 1990, № 6943, Пробатова, Рудыка.

Erigeron oharae (Nakai) Botsch., **2n = 18**. Приморский край, залив Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, скала-кекур «Кентавр» близ о-ва Большой Пелис, 1983, № 6111, Селедец.

Galinsoga urticaefolia (H. B. K.) Benth., **2n=32**. Приморский край, Владивосток, у дороги в Академгородке, 1985, № 6664, Пробатова.[3]

Helianthus lenticularis Dougl., **2n = 34**. Приморский край, Уссурийский р-он, сорное на ферме сельхозтехникума близ г. Уссурийска, 1981, № 6276, Буч, Швыдкая.

Heteropappus hispidus (Thunb.) Less., **2n = 18**. Амурская обл., Селемджинский р-н, правый берег р. Селемджа в 122 км от устья, у пристани Дагмара, 1976, № 4633, Пробатова.

Lappa × *ambigua* Čelak. (*L. major* Gaertn. × *L. tomentosa* Lam.), **2n = 36**. Сахалин, Анивский р-н, пос. Ново-Александровск, сорное на территории СахКНИИ, 1982, № 6342, Пробатова, Рудыка.

L. minor Hill., **2n = 36**. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, сорное у поселка рыбокомбината, 1979, № 6467, Пробатова.

L. tomentosa Lam., **2n = 36**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского у Владивостока, окр. ж.-д. платформы Санаторная, 1984, № 6463, Пробатова, Рудыка.

---

[1] Ранее это число хромосом было нами опубликовано для «*B. ciliata* (Ledeb.) Ledeb.» (Пробатова, Соколовская, 1983), однако в дальнейшем оказалось, что дальневосточные растения относятся не к этому виду, а к *B. angusta*.

[2] Числа хромосом с пометкой (Э. Р.) определила Э. Г. Рудыка.

[3] Это число хромосом было приведено (Пробатова, Соколовская, 1990) для вида под синонимичным его названием *G. ciliata* (Rafin.) Blake.

Ligularia alticola Worosch., **2n = 60** (Э. Р.). Приморский край, Партизанский р-он, гора Ольховая в системе Партизанского хр., на выс. ≈ 1000 м над ур. м., 1987, № 6729, Баркалов.[4]

Saussurea porcellanea Lipsch., **2n = 26** (Э.Р.). Приморский край, Партизанский р-н, гора Ольховая в системе Партизанского хр. на выс. ≈ 1000 м над ур. м., 1987, № 6728, Баркалов.[5]

Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb., **2n = 14** (Э. Р.). Магаданская обл., Ольский р-н, бассейн р. Окса, склон сопки в окр. бывшего пос. Окса, 1990, № 6945, Павлова.

Tagetes patula L., **2n = 48** (Э. Р.). Приморский край, Владивосток, сорное у обочины грунтовой дороги близ ж.-д. платформы Чайка, 1990, № 6949, Пробатова.

Taraxacum acricorne Dahlst., **2n = 32**.. Камчатка, Авачинский вулкан, горная тундра на выс. ок. 1500 м над ур. м., 1982, № 6102, Пробатова, Рудыка.

T. coreanum Nakai, **2n = 32**. Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Посьет, 1985, № 6554, Павлова.

Brassicaceae

Thlaspi arvense L., **2n = 14** (Э. Р.). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. ст. Кипарисово, у дороги к пос. Таежный, 1990, № 6944, Пробатова, Рудыка.

Cucurbitaceae

Gynostemma pentaphyllum (Thunb.) Makino, **2n =64** (Э. Р.). Курильские о-ва, о-в Кунашир, окр. с. Третьяково, долина р. Третьяковки, 1989, № 6912, Журавлев.

Fabaceae

Lotus corniculatus L. **2n = 24** (Э. Р.). Приморский край, окр. Владивостока в р-не ж.-д. ст. Океанская, 1988, № 6921, Нечаева.

Pisum elatius Bieb., **2n = 14** (Э. Р.). Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, 1972, № 6941, Пробатова.

Geraniaceae

Geranium subumbelliforme Knuth, **2n = 28**. Сахалин, Долинский р-н, берег моря у пос. Остромысовка, 1957, № 150, Соколовская.[6]

G. vlassovianum Fisch. ex Link, **2n = 28**. Приморский край, лес в окр. ж.-д. ст. Океанская близ Владивостока, 1962, № 338, Соколовская.[7]

Lamiaceae

Dracocephalum thymiflorum L., **2n = 14** (Э. Р.). Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, восточная граница, ж.-д. насыпь на перегоне Корфовская—Чирки, 1988, № 6864, Мельникова.

---

[4] В предыдущей работе (Рудыка, 1990) это растение было отнесено к *L. fischeri* ошибочно (личное сообщение В. Ю. Баркалова).

[5] В предыдущей работе (Рудыка, 1990) это растение было отнесено к *S. kitamurana* ошибочно (личное сообщение В. Ю. Баркалова).

[6] В ранней работе (Соколовская, 1960) этот образец подразумевался под «*G. erianthum*».

[7] Этот образец в работе А. П. Соколовской (1966) подразумевался под названием «*G. maximowiczii*».

Prunella asiatica Nakai, **2n = 28—30**. Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, у дороги от Миронова ключа до центральной базы, 1975, Гурзенков.[8]

Scutellaria ussuriensis (Regel) Kudo, **2n = 32**. Приморский край, Уссурийский заповедник, Миронов ключ, 1975, Гурзенков.

Oleaceae

Fraxinus rhynchophylla Hance, **2n =138** (Э. Р.). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежный, 1989, № 6913, Пробатова, Рудыка.

Onagraceae

Epilobium hirsutum L., **2n=36**. (Э. Р.). Казахстан, окр. г. Алма-Ата, Большое Алмаатинское ущелье, на выс. ок. 1700 м над ур. м., 1988, № 6938, Пробатова.

Orchidaceae

Liparis krameri Franch. et Savat., **2n = 30** (Э. Р.). Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1989, № 6898, Ракова.

Poaceae

Agrostis clavata Trin., **2n = 42** (Э. Р.). Приморский край, залив Петра Великого, о-в Русский, бухта Парис, 1990, № 6948, Рудыка.

A. straminea C. Hartm., **2n = 42**. Ленинградская обл., Рощинский р-н, окр. с. Озерки, берег Финского залива, 1976, № 4374, Пробатова.

Bromopsis inermis (Leys.) Holub, **2n = 28**. (Э. Р.). Бурятия, окр. г. Улан-Удэ, фрагмент луга близ аэропорта, 1989, № 6934, Пробатова.

Calamagrostis obtusata Trin., **2n = 28**. Новосибирская обл., Тогучинский р-н, Салаирский кряж, окр. с. Котрово, 1977, № 4832, Селедец.

Elymus novae-angliae (Scribn.) Tzvel., **2n = 28** (Э. Р.). Приморский край, окр. г. Артема, на подъездных путях шахты Подгородненка, 1988, № 6843, Пробатова.

Festuca valesiaca Gaudin, **2n = 14** (Э. Р.). Приморский край, Владивосток, на откосе в Академгородке, 1990, № 6942, Пробатова, Рудыка.

Koeleria grandis Bess. ex Gorski, **2n = 56**. Украина, окр. г. Киева, сосновый лес в районе пос. Пуща-Водица, 1978, № 5179, Пробатова.

K. skrjabinii Karav. et Tzvel., **2n = 28**. Якутия, Кобяйский, р-н, подвижные пески Большие Тукуланы восточнее оз. Ниджили, 1967, № 5608, Скрябин (тип вида!).

Phalaris minor Retz., **2n = 28** (Э. Р.). Приморский край, г. Находка, ж.-д. ст. Тихоокеанская, 1989, № 6927, Нечаева.

Phleum arenarium L., **2n = 14** (Э. Р.). Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, в районе ж.-д. платформы Спутник близ Владивостока, 1989, № 6946, Нечаева.

Poa hisauchii Honda, **2n = 28** (Э. Р.). Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, сорное в парке у ж.-д. платформы Санаторная близ Владивостока, 1988, № 6845, Пробатова.

P. ussuriensis Roshev., **2n = 28**. Приморский край, Тернейский р-н, 35 км к югу от пос. Терней, урочище Ханова, лес в пойме р. Ханова, 1979, № 5618, Флягина (образец уклоняется к *P. radula* Franch. et Savat.).

Psathyrostachys rupestris (Alexeenko) Nevski, **2n = 42**. Дагестан, Гунибский р-н, окр. с. Верхний Гуниб, выс. ок. 2000 м над ур. м., Ругуджинский хр., верхняя треть склона, первый распадок, 1979. № 5427, Пробатова; там же, второй распадок, № 5425, Пробатова.

---

[8] Числа хромосом у этого образца, а также у *Scutellaria ussuriensis* и *Phryma asiatica* установил Н. Н. Гурзенков (подтверждающие образцы были обнаружены нами в гербарии VLA).

Puccinellia kamtschatica Holmb., **2n = 56**. Камчатка, Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, 1986, № 6613, Рассохина.

P. nuttaliana (Schult.) Hitchc., **2n = 42**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окраина пос. Дальнегорск, ключ Третий, ниже выбросов сточных вод химкомбината, 1984, № 6386, Пробатова, Гуларьянц.

Polemoniaceae

Collomia linearis Nutt., **2n = 16** (Э. Р.). Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, восточная часть, окр. пос. Корфовский, вдоль ж.-д. близ с. Чирки, 1990, № 6947, Мельникова.

Polemonium pacificum V. Vassil., **2n = 18** (Э. Р.). Сахалин, Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, 1980, № 5828, Курченко, Дорохина.[9]

Polygonaceae

Rumex ochotskius Rech. fil., **2n = 40**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, мыс Алехина, берег р. у пос. Алехино, 1987, № 6775, Пробатова.[10]

Primulaceae

Primula saxatilis Kom., **2n = 24** (Э. Р.). Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», Гаккелевский хр., гора Чалбан, 1989, № 6901, Шибнев.

Rosaceae

Potentilla supina L., **2n = 42** (Э. Р.). Амурская обл., Тындинский р-н, северная окраина г. Тында, 1986, № 6884, Кожевников.

Verbenaceae

Phryma asiatica (Hara) O. et I. Degener,[11] **2n = 28**. Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, Миронов ключ, 1975, Гурзенков.

Документирующие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО АН СССР (Владивосток).

Виды сем. *Asteraceae* проверил и уточнил В. Ю. Баркалов (при подготовке им обработки семейства для VI т. сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока»), *Liparis krameri* — М. В. Ракова, *Agrostis straminea, Phleum arenarium, Psathyrostachys rupestris, Puccinellia nuttaliana* и *Polemonium pacificum* — Н. Н. Цвелев, виды герани — Д. Ю. Цыренова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Новые числа хромосом сосудистых растений островов залива Петра Великого (Приморский край) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1655—1662. — *Пробатова Н. С., Соколовская А. П.* Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Chenopodiaceae, Lamiaceae, Oleaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Urticaceae* с Дальнего

---

[9] Этот образец ранее (Рудыка, 1990) был отнесен к «*P. laxiflorum*».

[10] В нашей работе (Пробатова и др., 1989) это растение было отнесено к *R. maritimus* (последний вид, как выяснилось, на Курилах отсутствует).

[11] *Ph. asiatica* (Hara) Probat. 1989, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 4 : 36, comb. superfl.

Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1620—1623. — *Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г.* Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир, Курильские о-ва // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1675—1678. — *Рудыка Э. Г.* Числа хромосом сосудистых растений из различных регионов СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 12. С. 1783—1786. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений (Исследование флоры о-ва Сахалина) // Вестн. ЛГУ. 1960. Сер. биол. № 4, вып. 21. С. 42—58. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края // Вестн. ЛГУ. 1966. Сер. биол. № 3, вып. 1. С. 92—106.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР
Владивосток
Ленинградский государственный университет

Получено 5 XII 1990

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 582
© 1991 г.

ПАМЯТИ ВИКТОРА ПЕТРОВИЧА БОЧАНЦЕВА
(1910—1990)

R. V. KAMELIN, O. V. CHERNEVA. TO THE MEMORY OF VICTOR PETROVICH BOTSCHANTZEV (1910—1990)

30 августа 1990 г. в Ленинграде после непродолжительной болезни на 80 году жизни скончался Виктор Петрович Бочанцев — выдающийся знаток флоры Средней Азии и один из крупнейших отечественных систематиков, широко известный и за пределами нашей страны как монограф маревых и крестоцветных.

Родился Виктор Петрович Бочанцев 20 октября 1910 г. в г. Верном (ныне Алма-Ата). Он был младшим в большой (7 детей) казачьей семье, где, несмотря на раннюю смерть отца в 1917 г. и превратности гражданской войны, все дети получили хорошее образование. Среднюю школу он окончил в г. Чимкенте, а после года работы чертежником поступил на биологический факультет Среднеазиатского Государственного университета (САГУ) в Ташкенте, который и закончил по кафедре ботаники в 1934 г. В те годы в САГУ и научных учреждениях при нем были сосредоточены замечательные кадры, в том числе и в области ботаники. Правда, к 1929 г. Н. И. Вавилов уже сумел увлечь в грандиозную систему ВИР М. Г. Попова, П. А. Баранова, Р. И. Аболина (но в Ташкент они еще наезжали), однако здесь продолжали работать Е. П. Коровин, М. В. Культиасов, И. А. Райкова, А. И. Введенский, подрастало и новое поколение (М. М. Советкина, И. И. Гранитов). Формально диплом В. П. выполнялся под руководством заведующего кафедрой Е. П. Коровина, но фактически работами двух наиболее способных студентов-выпускников 1934 г. — В. П. Бочанцева и А. Я. Буткова все годы учебы руководил А. И. Введенский — замечательный систематик и гербарный работник, бывший и настоящим педагогом, наставником, и старшим другом молодых систематиков. В университетские годы В. П. вначале совместно с А. И. Введенским, а затем с А. Я. Бутковым, принимал активнейшее участие в экспедициях кафедры и Ботанического сада (причем уже с I курса он одновременно с учебой работал препаратором, а весь V курс — научным сотрудником кафедры). Кроме того, вместе с А. Я. Бутковым В. П. подрабатывали в экспедициях по заготовке растительного сырья на экспорт в качестве консультантов. Таким образом, уже к окончанию университета В. П. стал вполне квалифицированным научным работником, а через 3 года — автором небольшой (совместной с А. Я. Бутковым) монографии о дикорастущих декоративных растениях Узбекистана, а также ряда обработок для готовящегося 1-го тома «Флоры Узбекистана». В октябре 1939 г. он был призван в Красную Армию и с июля 1941 г. встал в ряды защитников Родины. Начав войну рядовым артиллеристом, он закончил ее командиром дивизиона тяжелой артиллерии. Демобилизовавшись в чине майора лишь в 1946 г., В. П. смог, наконец, вернуться к научной деятельности в Гербарии САГУ. Здесь он прежде всего активнейшим образом начинает работу над очередным томом «Флоры Узбекистана», и в первую очередь — над маревыми, единственным, еще не подго-

товленным семейством 2-го тома. Именно изучение маревых стало основным делом жизни. В. П. В 1950 г. В. П. был приглашен заместителем директора по науке только что созданного Института ботаники вновь образованной АН Узбекской ССР. К этому времени он защитил уже кандидатскую диссертацию (по маревым Узбекистана). После двух лет работы на посту зам. директора В. П. по приглашению П. А. Баранова переезжает в Ленинград, где с 1952 г. возглавляет среднеазиатский сектор Гербария БИН АН СССР. Тридцать три года он бессменно вел Среднеазиатский Гербарий, превратив его в образцовый по научной обработке и по порядку хранения сектор Гербария БИН, а с 1985 г. до последних дней жизни он продолжал здесь работать в качестве старшего научного сотрудника-консультанта.

Обозревая научную деятельность В. П. Бочанцева, невольно приходишь к мысли, что этому замечательному человеку многое удалось совершить. Казалось бы, 7 «золотых» лет молодости он отдал защите Родины, 2 года потратил на создание Института ботаники в Ташкенте, много лет провел в путешествиях по Средней Азии и Казахстану, Египту и Алжиру, где собрал огромные гербарные коллекции — и тем не менее оставил обширное научное наследие почти в 200 опубликованных работ. Круг научных интересов В. П. был достаточно широк, но именно способность сконцентрировать усилия на определенных направлениях исследовательской деятельности позволили ему завершить многие научные начинания.

В первую очередь необходимо отметить его труды монографического характера. В. П. был выдающимся знатоком семейства *Chenopodiaceae*, блестяще продолжившим работы таких выдающихся русских монографов этого семейства как А. А. Бунге и М. М. Ильин. Недаром даже в годы, когда все отношения с ЮАР или Саудовской Аравией были прерваны, именно В. П. из этих стран самыми разными способами присылались образцы маревых для определения. По трибе *Salsoleae* он на протяжении почти четверти века был единственным авторитетом в мире (и даже покойный профессор P. Aellen из Швейцарии, тоже выдающийся монограф маревых, присылал В. П. материалы по *Salsoleae* для консультаций). Особенно много было сделано В. П. для познания рода *Salsola* — крупнейшего рода этой трибы. В 1969 г. В. П. защитил докторскую диссертацию, в которой впервые дал обзор видов этого рода в мировом масштабе, а также существенно уточнил его объем, описав роды *Climacoptera* и *Physandra,* ныне трактуемые как весьма не близкие к *Salsola*. Уже в процессе подготовки этого обзора, а особенно сразу после него, по мере поступления новых материалов из разных регионов мира, стало ясно, что разнообразие рода *Salsola* значительно больше, и необходимо монографически переработать все материалы в гербариях мира. Начиная с 1970 г., В. П. публикует большую серию работ по отдельным (в том числе — новым) секциям рода. Подлинный же переворот в понимании объема рода произошел при обработке материалов из Южной и Юго-Западной Африки. В течение ряда лет В. П. опубликовал 6 выпусков, где описал до 90 новых видов, опубликован был и обзор видов Южной Африки на английском языке. Новые виды и секции были описаны и по материалам из Саудовской Аравии и Ирана.

В результате к 1989 г. им был закончен в основном новый монографический обзор всего рода, содержащий уже 240 видов, из которых 125 были описаны В. П. Лишь небольшая типовая секция рода (виды, близкие к *S. kali* L.) не была полностью переработана В. П. Кроме того, он опубликовал и монографические обзоры родов *Halothamnus, Agathophora,* обработку видов *Kochieae* из Южной и Юго-Западной Африки, видов новой подтрибы *Sevadinae* из восточной Африки, описал новый род *Chenoleoides,* выяснил 2 загадочных рода маревых — *Eremochion Gilli* и *Darniella* Maire и целый ряд видов из разных групп маревых, начиная с *Anabasis tamariscifolia,* описанного еще Линнеем. Всего маревым посвящено более 50 работ В. П. Бочанцева.

Исключительно много В. П. сделал и для познания крестоцветных. И здесь он пользовался авторитетом знатока не только у нас в стране, но и далеко за ее пределами. Начиная с обработки семейства для «Флоры Узбекистана» им (частью в соавторстве) описано 11 новых родов крестоцветных. Были выполнены полные обзоры родов *Neuroloma, Strigosella, Stroganovia, Goldbachia, Cryptospora, Streptoloma, Prionotrichon.* В. П. обработал значительную часть коллекций крестоцветных из Центральной Азии, Монголии, Северного Китая и Северной Африки, а также все материалы из Средней Азии, описав при этом множество видов и выяснив большое количество спорных номенклатурных вопросов. Он фактически курировал и обработку этого семейства для «Определителя растений Средней Азии». В девяти частях «Критических заметок о крестоцветных», в обзорах родов им оставлено и много ценных замечаний к системе крестоцветных. Только специально крестоцветным посвящены 34 работы В. П.

В. П. Бочанцев был одним из систематиков, завершавших издание «Флоры СССР». Для этой грандиозной сводки им обработаны часть родов *Astereae* и отдельные роды и подроды *Inuleae, Anthemideae* и *Cynareae.* С наибольшими трудностями В. П. столкнулся при обработке полиморфного рода *Erigeron.* Обработка эта (параллельно и обработка рода для «Флоры Туркмении») была выполнена с присущей В. П. тщательностью (им описано 17 новых видов и сделан целый ряд новых комбинаций). Но, как признавался сам Виктор Петрович, особого удовлетворения она ему не принесла, поскольку серию недостаточно полных материалов, среди которых, несомненно, были и новые виды, пришлось оставить за рамками работы. К тому же в то время ощущался недостаток материалов как из Афганистана и Гималаев, так и из Китая. Поэтому, продолжая пунктуально определять новые сборы (особенно из Средней Азии) для всех обращавшихся к нему ботаников, откликнувшись на обработку рода для флоры Афганистана, выполненную К. Н. Rechinger, он все же более не возвращался к систематике этого рода. Так же почти не обращался вновь он и к работе с *Potentilla* и близкими родами, хотя для «Флоры Узбекистана» им была выполнена прекрасная обработка этой сложной группы. В последнее время В. П. лишь в двух случаях отвлекся от излюбленных групп и полумонографически обработал плосколистные виды рода *Reaumuria* из Средней Азии (совместно с Т. И. Цукерваник) и одно—двухлетние и немноголетние виды рода *Scrophularia* из южных районов Средней Азии (совместно с Д. Курбановым и С. Юнусовым), среди которых удалось различить целый ряд новых таксонов.

В. П. знал цену своим монографическим работам, да к тому же постоянно ощущал и признание их авторитетными систематиками и флористами, но все же не раз совершенно серьезно утверждал, что в первую очередь он — «охотник за растениями» (Planthunter). И это было одной из опор жизни В. П. Он действительно объездил почти всю Среднюю Азию и Казахстан, но при этом избегал высокогорий, степей и равнинных пустынь, хотя прекрасно переносил и высоту, и жару. Он любил среднегорья и аридные низкогорья, потому что здесь постоянно можно было собирать и редкости, и новинки. Любой дневной маршрут строился им так, чтобы посетить как можно больше редких местообитаний растений; плакорные и часто повторяющиеся местообитания обычно из него исключались. В поисках новых растений В. П. был неутомим, его не останавливали самые сложные условия. Множество впервые собранных им растений описал он сам, немало описано по сборам В. П. в его честь. Количество собранного ученым гербарного материала весьма внушительно — по его же подсчетам ок. 46 000 листов, при этом банальных видов он не собирал. Неудивительно, что он был одним из немногих ботаников, знавших «в лицо» большую часть цветковых растений Средней Азии и Южного Казахстана. Кроме первоописаний новых видов он иногда участвовал и в составлении списков растений тех или иных районов Средней Азии (например, «Голодной степи», а в последние годы — Бадхыза). Но, обработав излюбленные группы и раздав материал для определения монографам, он обычно оставлял право на завершение списков за спутниками по экспедициям (чаще всего за одним из авторов этих строк или Д. Курбановым). Но совершенно по-иному работал В. П. в Северной Африке, где советским ботаникам редко доводилось бывать. Его поездки в Египет (1960, 1962 гг.) и в Алжир (1964, 1965, 1967, 1968 гг.) дали исключительный по полноте гербарный материал (свыше 10 000 листов), который был полностью или (как привезенный из Алжира) в большей части обработан и определен им лично или специалистами по тем или другим группам. Кроме того, результаты этих экспедиций нашли полное отражение в отчетах и в публикациях: в первом на русском языке кратком очерке растительности Египта и серии номенклатурных заметок по растениям его флоры; в критических заметках о растениях Северной Африки и подробном отчете (совместно с Л. Е. Родиным и Ю. М. Мирошниченко) о работах по проекту освоения новых земель в департаменте Медеа, опубликованном на французском языке. В нем в частности впервые для высоких плато Алжира В. П. Бочанцевым был приведен довольно значительный список растений (фактически, представлена элементарная естественная флора).

Именно работа с собранными в экспедициях новинками и редкостями наряду с сознанием важности сохранения для следующих поколений накопленных ранее коллекций и их вечной ценности поддерживала в В. П. ту самоотверженную преданность гербарному делу, которая столь разительно отличала этого выдающегося монографа-систематика от большинства других систематиков и даже флористов.

Еще одной удивительной чертой этого человека была чрезвычайная осторожность в теоретических суждениях. Это было особенно странно, поскольку излагавшиеся ему сложнейшие проблемы, скажем, генезиса флор, он понимал практически с полуслова, значительно точнее и глубже многих эрудитов. Кроме того, при всей деликатности в обращении, в суждениях он был всегда прямым. Но к собственному теоретизированию он обращался крайне редко (и, можно сказать, вынужденно), причем демонстрируя в этом случае глубокое проникновение в суть, казалось бы, немногочисленных фактов. Так, при подготовке кандидатской диссертации, анализируя распространение маревых в Узбекистане В. П. доказал наличие в Туране полосы (подзоны) «промежуточных» между северными и южными пустынь, к чему вынуждено пришли (много позже) и геоботаники. В теоретических разделах докторской диссертации В. П. на оригинальном материале доказывает гондванское (южноафриканское) происхождение рода *Salsola* в духе ранних построений М. Г. Попова, именно в этот период усиленно критиковавшихся.

Наконец в небольшой заметке о северных пустынных элементах во флоре юга Средней Азии В. П. выдвинул интересную гипотезу о былом распространении северных пустынь вплоть до Ирана и Афганистана, которая долго игнорировалась геоботаниками, обсуждавшими проблемы районирования и генезиса туранских пустынь. Но этим практически и исчерпываются случаи, когда В. П. решается на гипотетическое построение. Очевидно, свою роль играли в этом и скромность В. П., и пример учителя А. И. Введенского, лишь изредка позволявшего себе печатно проявить и эрудицию, и оригинальность суждений по теоретическим проблемам. Возможно, что одним из мотивов подобной осторожности было и достаточно необъективное обсуждение одной из ранних публикаций В. П. (совместно с С. Ю. Липшицем) «К вопросу об объеме вида у высших растений». Говоря о научной деятельности В. П., нельзя не отметить и его глубокий интерес к номенклатурным проблемам. Большой знаток систематической литературы, собиратель богатой библиотеки, В. П. немало сделал для утверждения приоритета работавших ранее ботаников. Именно он осуществил уникальное переиздание (Repertorium) таксонов, описанных отечественными ботаниками в различных малотиражных и редких изданиях. Наконец, отметим, что В. П. было выделено огромное количество типового материала как в Гербарии БИН СССР, так и в гербариях Средней Азии, причем во многих случаях В. П. получал подобным образом изотипы для Гербария БИН.

Но была еще одна сторона научной деятельности В. П. Бочанцева, которую хорошо знали лишь работавшие вместе с ним или консультировавшиеся у него ботаники. В. П. постоянно определял большое число чужих гербарных материалов, а если человек проявил сколько-нибудь заметный интерес к систематической работе, то времени на помощь в подобных случаях В. П. не жалел, оставляя личную текущую работу. В Среднеазиатском гербарии БИН при В. П. Бочанцеве сложился хороший коллектив, сотрудники и прежде всего сам В. П. были в курсе дел большинства среднеазиатских и казахстанских ботаников и в меру сил помогали им в работе. Официально В. П. был руководителем и консультантом у немногих систематиков, но все же подготовил себе на смену монографа семейства маревых У. П. Пратова. Он приобщал к текущей работе систематика и флориста многочисленных аспирантов и соискателей, получавших темы у других руководителей и в БИН, и в республиках Средней Азии. Число их велико, но не меньше и тех, кто проходил у В. П. своего рода «факультет повышения квалификации» при работах по составлению «Определителя растений Средней Азии», «Флоры Таджикистана», а также других флористических сводок. Не считали зазорным для себя получить квалифицированную помощь и добрый совет В. П. и многие видные ботаники — его сверстники и даже старшие по возрасту (например, Е. М. Лавренко). Тем печальнее сознавать, что лишь немногие систематики поколения 80-х годов в БИН воспользовались возможностью поучиться у В. П. и мастерству систематика, и просто уму-разуму.

Не чуждался В. П. и общественной деятельности, отдав немало времени партийной работе. В Коммунистическую партию он вступил на фронте и никаких выгод от своей партийности никогда не искал и не имел. Все, чего достиг, В. П. добился своими трудами, талантом и честно прожитыми годами. Из пятидесяти наград 5 орденов и 7 медалей получены им за участие в Великой Отечественной войне (еще одна награда — медаль «За взятие Кенигсберга» — так и не нашла его при жизни).

В трудах В. П. воплотилась важнейшая часть его жизни. В памяти тех, кто когда-либо общался с В. П., он сохранится, как удивительно цельный, порядочный и готовый прийти на помощь человек. Для нас же, чья жизнь и научная работа прошли рядом с В. П., это прежде всего мудрый учитель и добрый старший товарищ, жизнь и труды которого всегда были и остаются образцом служения науке.

ТАКСОНЫ, НАЗВАННЫЕ ИМЕНЕМ В. П. БОЧАНЦЕВА

Род: *Botschantzevii* Nabiev.

Виды

Achnatherum botschantzevii Tzvel.
Allium botschantzevii R. Kam.
A. victoris Vved.
Artemisia botschantzevii Filat.
Asparagus botschantzevii Vlassova.
Asperula botschantzevii Pachom.
Astragalus botschantzevii R. Kam. et S. Koval.
Autumnalia botschantzevii M. Pimen.
Chesneya botschantzevii R. Vinogr.
Cousinia botschantzevii Juz. ex Tschern.
Eremolimon botschantzevii Lincz.
Eremostachys botschantzevii Adylov.
Ewersmannia botschantzevii Sark.
Ferula botschantzevii Korov.
Jurinea botschantzevii Iljin.
Lagochilus botschantzevii Zuker. et R. Kam.
Neogaillonia botschantzevii Lincz.
Nepeta botschantzevii Jschern.

Perovskia botschantzevii S. Koval. et Koczk.
Primula botschantzevii S. Koval. et Czukavina.
Ranunculus botschantzevii Ovcz.
Salvia botschantzevii Tschern.
Scutellaria botschantzevii Abdullaeva.
Tanacetum botschanzevii S. Koval.
Taraxacum botschantzevii Schischk.
Ungernia victoris Vved.

ПЕРЕЧЕНЬ ЭКСПЕДИЦИЙ, В КОТОРЫХ ПРИНИМАЛ УЧАСТИЕ В. П. БОЧАНЦЕВ[1]

1970 — Узбекистан: Кызылкумы, Нуратинский хр.; Туркмения: хр. Кугитанг.
1971 — Туркмения: хр. Кугитанг; Узбекистан: юго-западные отроги Гиссарского хр., Нуратинский хр.
1973 — Южный Узбекистан: Чульбаирские горы.
1974 — Киргизия.
1975 — Южный Узбекистан; Туркмения: хр. Кугитанг; Южный Таджикистан; Западный Тянь-Шань; Южный Таджикистан: горы Ходжа-Казиан и Арыктау.
1976 — Туркмения: Бадхыз; Казахстан: Прибалхашье.
1977 — Туркмения: Бадхыз; Узбекистан.
1978 — Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, Киргизия.
1979 — Туркмения, Киргизия.
1980 — Узбекистан, Казахстан, Киргизия.
1981 — Туркмения: Бадхыз, Большие Балханы, Копетдаг; Киргизия: Иссык-Куль—Кокомерен.
1982 — Южный Таджикистан: хр. Ходжа-Казиан; Туркмения: Центральный и Западный Копетдаг, хр. Кюрендаг.
1983 — Туркмения: Бадхыз.
1984 — Туркмения: Бадхыз.
1985 — Южный Узбекистан, Восточная Туркмения.
1986 — Южный Таджикистан: хребты Ходжа-Казиан, Ходжа-Мастан.
1987 — Таджикистан: Вахшский хр., р. Шурабдарья.
1988 — Туркмения: низкогорья Западного Копетдага.
1989 — Туркмения: низкогорья Западного Копетдага.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. П. БОЧАНЦЕВА[2]

1970. *Malpigipila* Botsch. — новая секция рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 6. С. 45—52.

Обзор видов секции *Cardiandra* Aellen рода *Salsola* L. // Там же. С. 53—63.

(Рец.). Определитель растений Средней Азии. Т. 1. Ташкент, 1968 // Узб. биол. журн. Т. 3. С. 65—66.

Ceratoides papposa (Pers.) Botsch. et Ikonn. и *C. Ewersmanniana* (Stschegl.) Botsch. et Ikonn. // Нов. сист. высш. раст. Т.6. С. 267—268 (совместно с С. С. Иконниковым).

Etudes géobotanigues des pâturages de secteur ouest du département de Médéa de la République Algérienne Démocratique et Populaire, 1 (textes), 2 (cartes). Л.: Наука. 124 с. (совместно с Л. Е. Родиным, Ю. М. Мирошниченко, Б. В. Виноградовым и др.).

1971. Дополнение к «Обзору видов секции *Belanthera* Iljin рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 139—140.

Забытый вид рода *Seidlitzia* Bge. // Там же. Т. 7. С. 145—146.

Маревые // Сельскохозяйственная энциклопедия. 4-е изд. Т. 3. С. 871—872.

Новые растения Средней Азии // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 263—264.

Номенклатурные заметки, 3 // Там же. Т. 8. С. 261—263.

---

[1] Перечень экспедиций до 1970 г. опубликован в статье Д. В. Лебедева и С. Ю. Липшица (Бот. журн. 1970. Т. 55, № 10. С. 1542—1547).

[2] Список работ, опубликованных до 1970 г., помещен в статье Д. В. Лебедева и С. Ю. Липшица (1970).

Однолетние виды секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Там же. Т. 7. С. 142—145.

1972. Виды подсекции *Tetragonae* (Ulbrich) Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 9. С. 140—154.

Microcnemum Ung.-Sternb. — новый род флоры СССР // Бот. журн. Т. 57, № 5. С. 504 (совместно с А. М. Барсегян).

О *Parrya* R. Br., *Neuroloma* Andrz. и некоторых других родах (*Cruciferae*) // Там же. Т. 57, № 6. С. 664—673.

Род *Strigosella* Boiss. и его отношение к роду *Malcolmia* R. Br. (*Cruciferae*) // Там же. Т. 57, № 9. С. 1033-1046.

1973. Виды подтрибы *Kochieae* Moq. (сем. *Chenopodiaceae*) Южной и Юго-Западной Африки // Бот. журн. Т. 58, № 10. С. 1462—1463.

Второй вид рода *Streptoloma* Bunge // Нов. сист. высш. раст. Т. 10. С. 155—156.

Новые виды рода *Salsola* L. из Южной и Юго-Западной Африки. 1 // Бот. журн. Т. 58, № 10. С. 815—833.

1974. Виды подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 11. С. 110—171.

Дополнение к «Видам подсекции *Tetragonae* (Ulbrich) Botsch. секции *Caroxylon*» // Там же. С. 171—172.

Новые виды рода *Salsola* L. из Южной и Юго-Западной Африки. 2 // Бот. журн. Т. 59, № 1. С. 38—42.

Новые виды рода *Salsola* из Южной и Юго-Западной Африки. 3 // Там же. № 4. С. 536—537.

Новый вид рода *Salsola* L. из Ирана // Там же. № 6. С. 831.

Новый вид рода *Salsola* L. из Ирана // Нов. сист. высш. раст. Т. 11. С. 173—174.

Профессор Пауль Эллен (1896—1973) // Бот. журн. Т. 59, № 3. С. 458.

Род *Strigosella* Boiss. // Определитель растений Средней Азии. Т. 4. С. 125—135 (совместно с О. Н. Бондаренко).

A synopsis of *Salsola (Chenopodiaceae)* from South and South-West Africa // Kew Bull. Vol. 29, N 3. P. 597—614.

1975. Виды подсекции *Vermiculatae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 12. С. 160—194.

Новые виды *Salsola* L. // Бот. журн. Т. 60, № 4. С. 498—505.

Новые крестоцветные из Монголии // Там же. № 7. С. 947—948.

Новые маревые из Средней Азии // Там же. № 8. С. 1158—1160.

Подсекция *Distichae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 12. С. 194—196.

Species of the subtribe *Sevadinae (Chenopodiaceae)* // Kew Bull. Vol. 30, N 2. P. 367—370.

1976. Замечания о «Международном кодексе ботанической номенклатуры» // Бот. журн. Т. 61, № 4. С. 579—580.

Новый вид *Gypsophila* L. из Таджикистана // Там же. № 4. С. 511.

Новый род *Chenoleoides* (Ulbrich) Botsch. (*Chenopodiaceae)* // Там же. № 10. С. 1408—1409.

Обзор видов секции *Coccosalsola* Fenzl рода *Salsola* L. // Нов сист. высш. раст. Т. 13. С. 74—102.

О приоритете некоторых растений, описанных Карелиным и Кирилловым // Там же. С. 248—250.

Что такое *Anabasis tamariscifolia* L.? // Там же. С. 102—103.

1977. Новинки бадхызской флоры // Бот. журн. Т. 62, № 8. С. 1201—1203 (совместно с О. В. Черневой).

Новый вид рода *Atraphaxis* L. (*Polygonaceae*) из Бадхыза // Там же. № 9. С. 1299.

Род *Agathophora* (Fenzl) Bunge (*Chenopodiaceae*) // Там же. № 10. С. 1447—1452.

Что такое *Crambe amabilis* Butk. et Majlun? // Нов. сист. высш. раст. Т. 14. С. 95—96.

Remarks on the «International code of botanical nomenclature» // Taxon. Vol. 26, N 4. P. 413—414.

1978. *Arabidopsis Ovczinnikovii* Botsch., *Cardamine seravschanica* Botsch., *Arabis Kamelinii* Botsch. // Флора ТаджССР. Т. 5. С. 625—627.

Новинки бадхызской флоры, 2 // Бот. журн. Т. 63, № 11. С. 1597—1605. (совместно с Р. В. Камелиным, О. В. Черневой).

Новые виды рода *Salsola* L. из Южной и Юго-Западной Африки, 4 // Бот. журн. Т. 63, № 6. С. 832—836.

Род *Strigosella* Boiss. // Флора ТаджССР. Т. 5. С. 123—139 (совместно с О. Н. Бондаренко).

Что такое *Eremochion pungens* Gilli (*Chenopodiaceae*) ? // Бот. журн. Т. 63, № 1. С. 65.

Corrections to the paper «Remarks on the International code of botanical nomenclature» // Taxon. Vol. 27, N 1. P. 144.

1979. Критические заметки о крестоцветных, 7 // Нов. сист. высш. раст. Т. 15. С. 149—153.

(Рец.) Определитель хвощеобразных, папоротникообразных, голосеменных и однодольных растений Туркестана // Бот. журн. Т. 64, № 2. С. 277—278.

Что такое *Anabasis pauciflora* M. Pop.? // Нов. сист. высш. раст. Т. 15. С. 143—144.

1980. Виды секции *Belanthera* Iljin рода *Salsola* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 17. С. 112—135.

Два новых рода из семейства *Cruciferae* Juss. // Бот. журн. Т. 65, № 3. С. 425—427.

Критические заметки о крестоцветных, 8 // Нов. сист. высш. раст. Т. 17. С. 139—142.

1981. Заметки о *Tribulus macropterus* Boiss. (*Zygophyllaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 18. С. 217—219 (совместно с И. А. Шретером).

Новинки бадхызской флоры, 3 // Бот. журн. Т. 66, № 1. С. 132—134 (совместно с Т. Г. Гореловой, Р. В. Камелиным).

Новые виды рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) из Южной и Юго-Западной Африки. 5 // Бот. журн. Т. 66, № 7. С. 1036—1040.

Обзор рода *Halothamnus* Jaub. et Spach (*Chenopodiaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 18. С. 146—176.

1982. Новые виды маревых // Нов. сист. высш. раст. Т. 19. С. 74—81.

Новый вид рода *Halothamnus* Jaub. et Spach (*Chenopodiaceae*) из Сомали // Бот. журн. Т. 67, № 4. С. 545—546.

Cephalorrhynchus brassicifolius (*Asteraceae*) — новый вид для флоры СССР // Там же. № 7. С. 997 (совместно с Д. Курбановым).

Phagnalon androssovii B. Fedtsch. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 23, № 5943. С. 18—19.

Tribulus macropterus Boiss. // Там же. № 5930. С. 14 (совместно с И. А. Шретером).

1983. Двулетние среднеазиатские виды рода *Scrophularia* L. (*Scrophulariaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 20. С. 169—174.

Заметки об *Erysimum badghisi* (Korsh.) Lipsky (*Brassicaceae*) // Там же. С. 111—112.

Критические заметки о крестоцветных // Там же. С. 113—115.

Новые виды рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) из Южной и Юго-Западной Африки. 6 // Бот. журн. Т. 68, № 9. С. 1247—1249.

Новый вид рода *Halothamnus* Jaub. et Spach из Афганистана // Там же. № 8. С.1122.

Три новых вида растений из Туркмении // Там же. № 2. С. 236—238 (совместно с Д. Курбановым, Е. П. Гудковой).

1984. Два новых вида рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) для Саудовской Аравии // Бот. журн. Т. 69, № 5. С. 686—688.

Новый вид рода *Scrophularia* (*Scrophulariaceae*) из Туркмении // Там же. № 3. С. 409.

Род *Stroganowia* Kar. et Kir. (*Cruciferae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 21. С. 72—81.

Среднеазиатские плосколистные виды рода *Reaumuria* L. (*Tamaricaceae*) // Там же. С. 121—130 (совместно с Т. И. Цукерваник).

1985. Новый вид рода *Ungernia* (*Amaryllidaceae*) из Бадхыза // Бот. журн. Т. 70, № 11. С. 1545—1546.

1986. О роде *Rhinactinidia* Novopokr. (*Compositae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 23. С. 178—181.

Irania — новая секция рода *Salsola* (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. Т. 71, № 10. С. 1400—1401.

Hediniopsis czukotica (Cruciferae) — новый род и вид с Чукотки // Там же. № 11. С. 1548—1549 (совместно с В. В. Петровским).

1987. Новый вид рода *Reaumuria (Tamaricaceae)* из Средней Азии // Бот. журн. Т. 72, № 6. С. 814—815.

О роде *Prionotrichon* Botsch. et Vved. (*Cruciferae — Arabideae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 24. С. 96—100.

1988. Новый вид рода *Neotorularia (Cruciferae)* из Монголии // Бот. журн. Т. 73, № 8. С. 1186—1188 (совместно с И. А. Губановым).

Alyssopsis Boiss. — новый род флоры Средней Азии // Нов. сист. высш. раст. Т. 25. С. 89—91 (совместно с Э. М. Сейфулиным).

Erigeron pamiricus Botsch. et Koczk. // Флора ТаджССР. Т. 9. С. 526—527 (совместно с Т. Ф. Кочкаревой).

1989. Краткий очерк флоры Бадхыза. Сосудистые растения // Фисташники Бадхыза. Л.: Наука. С. 7—21 (совместно с Т. Г. Гореловой, Р. В. Камелиным).

Новая секция и новый вид рода *Salsola (Chenopodiaceae)* из южного Ирана // Бот. журн. Т. 74, № 11. С. 1664—1666 (совместно с Х. Ахани).

Об *Alyssum parviflorum* и некоторых близких ему видах (*Cruciferae)* // Там же. № 7. С. 1036—1038.

О роде *Darniella* Maire et Weiller и его отношении к роду *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 26. С. 79—90.

Что такое *Salsola pachyphylla* auct. (*Chenopodiaceae*) из Китая? // Бот. журн. Т. 74, № 9. С. 1301—1302.

1990. Новые виды секции *Belanthera* рода *Salsola* // Бот. журн. Т. 75, № 2. С. 237—241.

Р. В. Камелин, О. В. Чернева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 13 III 1991

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5
© 1991 г.

И. В. Ларин, А. Ф. Иванов, П. П. Бегучев и др. Луговодство и пастбищное хозяйство / Отв. ред. проф. А. Ф. Иванов. — Л.: Агропромиздат, 1990. 600 с. 2-е изд., перераб. и доп. Т. 25 000. Ц. 1 р. 80 к.

B. M. MIRKIN, N. M. MUST. (*A REVIEW*). THE MEADOW CULTURE AND PASTURE MANAGEMENT. 1990

Выход этой книги, допущенной в качестве учебника для студентов высших учебных заведений по специальностям агрономия и зоотехния, — событие не только для студентов сельскохозяйственных вузов, но и для широкого круга специалистов и студентов университетов. Последнее издание книги выдающегося советского луговода и геоботаника академика И. В. Ларина относится к 1969 г. В 1975 г., через 3 года после смерти автора, был опубликован переработанный вариант его книги. Однако он довольно быстро стал библиографической редкостью, и ему на смену пришли издания, прямо скажем, не отличавшиеся высоким научным уровнем (Миркин, 1980). И вот, наконец, новое издание книги И. В. Ларина, причем в значительной мере обновленное Т. А. Работновым, П. П. Бегучевым, И. П. Леонтьевым, В. Н. Чурзиным, И. П. Лепкович. В результате книга, основа которой написана много лет назад, воспринимается как абсолютно современная. В ней сохранена широта подхода И. В. Ларина, который был далек от утилитарно-производственной трактовки луговодства как науки о технологиях улучшения лугов с добавлением примитивной характеристики луговой флоры и еще более примитивного описания типов естественных кормовых угодий. Для представителей старшего поколения ученых, связанных с проблемами луговодства и луговедения, выход книги подобен долгожданной встрече со старым добрым знакомым, от которого долгое время не было вестей.

Книга содержит «Предисловие» (с. 3—7), «Введение» (с. 6—26) и 8 глав: «Биологические и экологические основы луговодства» (с. 27—78), «Основные растения сенокосов и пастбищ» (с. 79—182), «Основные типы природных сенокосов и пастбищ» (с. 183—273), «Коренное улучшение малопродуктивных кормовых угодий. Система создания сеяных сенокосов и пастбищ» (с. 274—394), «Рациональное использование пастбищ и сенокосов» (с. 395—476), «Технология производства, хранение и учет кормов» (с. 477—527), «Семеноводство многолетних сенокосно-пастбищных растений с применением интенсивных технологий и программирования урожая» (с. 528—588).

В настоящей рецензии мы в большей мере остановимся на теоретических основаниях луговодства, т. е. вопросах луговедения и фитоценологии. Это как раз те самые аспекты, которых хронически не хватало изданным после учебника Ларина руководствам по луговому кормопроизводству.

Авторы книги отмечают, что термин «луговодство» является сегодня уже не более, чем данью традиции, так как по существу объектами луговодства являются не только мезофильные луга в узком понимании (их объем трактуется по Т. А. Работнову), но и болота, степи и даже пустыни. Наконец, строго говоря, пастбища также могут быть луговыми и степными. «Правильнее было бы назвать дисциплину „сенокосоводство“ и „пастбищеводство“, но тот и другой термины не приняты. Поэтому сохраняется старое название „луговодство“, исторически возникшее в лесолуговой зоне страны» (с. 7).

Прекрасно написан раздел об истории развития кормопроизводства, которая в нашей стране открывается работами П. С. Палласа и Н. И. Лепехина о кормовых достоинствах дикой флоры и экспериментами А. Т. Болотова и И. И. Комова по созданию сеяных лугов. Авторы показывают роль ботаников В. А. Левшина, А. Н. Краснова, И. К. Пачоского, В. Я. Цингера, А. М. Дмитриева и зоотехников Н. П. Червинского, Е. Ф. Шискуна, И. С. Попова, М. В. Иванова и многих других.

Очень важно, что в книге много сказано о роли В. Р. Вильямса, одного из бесспорных классиков советского луговодства, имени которого повредили его неудачные политические высказывания в период авторитарной науки и колхозно-совхозного строительства, а также волюнтаристское стремление расширить ареал травопольной системы земледелия едва ли не до зоны пустынь. Еще в 1904 г. этот ученый создал питомник злаковых и бобовых луговых трав, где изучалось свыше 3 тыс. видов и форм. Вильямс был основателем научного учреждения, которое сегодня называется Всесоюзным научно-исследовательским институтом кормов им. В. Р. Вильямса.

В книге дан подробный обзор исследований в различных разделах луговодства в советский период (разделы: «Изучение дикой кормовой флоры», «Изучение биологии и экологии кормовых растений и растительных сообществ», «Инвентаризация кормовых угодий», «Улучшение природных кормовых угодий», «Создание сеяных сенокосов и пастбищ», «Рациональное использование пастбищ», «Рациональное использование сенокосов», «Разработка интенсивных приемов создания и использования высокопродуктивных культурных сенокосов и пастбищ», «Комплексное исследование по системе почва—растение—животное—животноводческая продукция», «Введение в культуру растений из дикорастущей флоры в аридных и семиаридных регионах»); нашли отражение и основные работы по кормопроизводству, выполняемые в США, ФРГ, Австралии, Китае и других странах.

Дополненная (в основном Т. А. Работновым) глава о биологических и экологических основах луговодства содержит разделы о жизненных формах, фенологии, морфологии и способах размножения и возобновления луговых растений, их экологии (отношение к почвам, к температуре воздуха и почвы, к свету, воде; луга как биоценозы). Рассмотрены циклические и векторизованные формы динамики луговых сообществ (с особым акцентом на изменение сообществ под влиянием режима использования — выпаса и сенокошения).

Основные растения сенокосов и пастбищ рассмотрены в том виде, как они были даны И. В. Лариным, который был редактором фундаментальной сводки «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» в 3-х т., вышедших в 1950—1956 гг.[1] Рассмотрены важнейшие виды злаков по экологическим группам (мезофильные злаки, гигрофильные и гидрофильные злаки, ксерофильные злаки), бобовые и основные семейства видов разнотравья (астровые, маревые, крестоцветные, сельдерейные, гречишные и др.) и важнейшие представители осоковых. Дана характеристика и основным хозяйственно-важным группам нетравянистых тундровых растений: лишайникам, ивовым, березовым. Приведены списки ядовитых и вредных растений.

По монографии «Районирование природных кормовых угодий» (1985) приведены экспликация угодий по природным областям СССР и список зональных классов природных сенокосов и пастбищ. Они описаны кратко, но емко с указанием на русском языке (но в строгом соответствии с «Флорой СССР») основных видов растений. По-новому, с дополнениями И. П. Леонтьева, рассмотрены методы инвентаризации естественных кормовых угодий.

Очень подробно описаны приемы поверхностного и коренного улучшения лугов, причем, на взгляд рецензентов, авторы 2-го издания слишком горячо пропагандируют применение на лугах гербицидов для борьбы с сорняками и уничтожения древесной растительности. Следовало бы оговорить пагубность этого приема улучшения для луговых экосистем. Основной тенденцией агроэкологии сегодня является сокращение применения пестицидов, вред от которых с учетом всех последствий оказывается больше, чем кратковременный тактический выигрыш. Вызывают недоумение рекомендации широкого применения гербицидов для улучшения тундровых угодий, экосистемы которых в особенности легко ранимы. Регулировать видовой состав сенокосов и пастбищ нужно менее опасными способами — изменением режима использования, подсевом, удобрением и т. д. Аналогично необходимы оговорки об экологических последствиях осушения и орошения. Эта «шоковая терапия» луговых экосистем вызывает негативные последствия, примеров которых сегодня уже сотни, и потому следовало бы оговорить необходимость серьезного экологического обоснования при каждом случае организации оросительных систем или осушения. При характеристике принципов создания травосмесей необходимо было дать ссылку на работы К. А. Куркина (1983 и др.), которые являются большим вкладом в решение проблемы «монтажа» травосмесей.

---

[1] Цитированные в книге работы в библиографию к рецензии не включены.

Большого внимания заслуживает и вопрос о создании парцеллярных сеяных лугов с чередующимися полосами или квадратами злаковых и бобовых растений.

В книгу включен обзор результатов экспериментов и производственных испытаний различных приемов улучшения по зонам страны (в том числе особо описаны вопросы улучшения тундровых угодий, угодий пустынной зоны, мелиорации солонцов, залужения склонов, улучшения высокогорных лугов и т. д.).

Авторы обобщают огромную литературу, данные отчетов и практический опыт. Однако для разных районов уровень этого обобщения различен. Так, вопросы улучшения угодий аридной зоны, где исследования проводит Н. Т. Нечаева и ее многочисленные последователи, описаны очень полно, удачно подобраны данные по горным лугам (с привлечением в высшей степени интересной таблицы изменения конкурентной мощности разных видов трав в разных поясах гор по И. П. Шван-Гурийскому). В то же время тундровой зоне явно «не повезло», и об опытах И. С. Хантимера сказано вскользь, а он и Н. С. Котелина создали искусственные луга из местных экотипов лисохвоста лугового и мятлика лугового, которые устойчиво сохраняются вот уже более 30 лет (Биогеоценологические исследования..., 1979). При рассмотрении опыта улучшения угодий степной зоны нужно было сказать несколько слов о методе Д. С. Дзыбова (1985 и др.) по высеву естественных семенных смесей, позволяющих в течение 3—4 лет создавать на эродированных почвах прочный дерн степных злаков, который полностью останавливает эрозию и при этом настолько устойчив, что может служить хорошим пастбищем для овец.

Из биологических особенностей травостоя и экологических условий их развития авторы выводят оптимальные способы сенокосного и пастбищного использования и ухода за травостоем (сроки скашивания, число отав), кратность использования различных типов сенокосов, влияние режима использования травостоев на урожай в следующем году, оптимальную высоту стравливания и скашивания растений, типы пастбищеоборотов, загонно-участковый и порционный выпас, особенности использования пастбищ по видам животных, текущий уход за пастбищем. Рассмотрены также типы зеленого конвейера и возможности интенсификации луговопастбищного хозяйства. Все это делает книгу идеальным справочным пособием для специалиста-луговода любой зоны страны.

Так же полно описаны технологии производства и хранения сенных кормов и семеноводства. Интересен вопрос о возможности получения семян трав при их выращивании в травосмесях, что во многом упрощает решение задачи и позволяет сочетать семеноводство с получением сенных кормов. Так, в Нечерноземной зоне можно высевать семена клевера в злаковые посевы широкорядные с междурядьем 45—50 см. В такой травосмеси первые 2 года получают семена клевера, а в последующие — злаков: ежи сборной, костреца безостого, овсяницы луговой и т. д. Семена люцерны можно получить при высеве с житняком в условиях степной зоны. В этом случае работает уже механизм повышения продуктивности сообщества за счет дифференциации ниш. Авторы пишут: «Корни люцерны проникают глубже высеваемых вместе с ней злаков, поэтому в глубинных слоях почвы на ее долю приходится увеличенное количество воды по сравнению с чистыми ее посевами, когда травостой люцерны намного гуще. Лучшим периодом использования таких смесей на семена люцерны является второй год жизни (Бегучев П. П.), в третий и последующие годы такие травосмеси используются на сбор семян злаковых трав или на сено» (с. 541).

Заканчивая рецензию, остается лишь еще раз выразить удовлетворение фактом выхода книги, хотя тираж, учитывая возможность ее использования во «всесоюзном ареале», явно недостаточен. Тем более что, несмотря на ее опубликование в серии «Учебники для вузов», ее активными использователями будут, конечно же, специалисты геоботаники и луговеды. Остается надеяться, что срок между 2-м и 3-м изданиями не будет столь длительным, как между 1-м и 2-м, и что в скором времени появится 3-е издание этой уникальной «энциклопедии луговодства», и ее тираж будет соответствовать спросу на добротную агроэкологическую литературу, который в нашей стране год от года быстро растет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточно-Европейской тундре. Л.: Наука, 1979. 192 с. — *Дзыбов Д. С.* К созданию «портретных» моделей естественных биогеоценозов — агростепей //Антропогенные процессы в растительности. Уфа: БФАН СССР, 1985. С. 126—134. — *Куркин К. А.* Системное конструирование луговых травосмесей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 4. С. 3—14. — *Миркин Б. М.* Вопросы фитоценологии и луговедения в книгах по луговодству, выпущенных издательствами «Колос», «Россельхозиздат» в 1976—1978 гг. // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 5. С. 748—753.

Б. М. Миркин, Н. М. Муст.

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 18 XII 1990

ХРОНИКА

УДК 58 : 061.3 (470.23) + 082.2

© 1991 г.

К ВЫХОДУ В СВЕТ «ТРУДОВ III МОЛОДЕЖНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ БОТАНИКОВ ЛЕНИНГРАДА»

K. G. TKACHENKO, Yu. R. ROSKOV. ON THE PUBLICATION OF «THE PROCEEDINGS OF THE THIRD CONFERENCE OF YOUNG BOTANISTS OF LENINGRAD»

Третья молодежная конференция ботаников Ленинграда состоялась 24—27 апреля 1990 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. В этот раз традиционная конференция, проводимая БИН раз в два года, вышла далеко за пределы г. Ленинграда. Помимо молодых ученых Ботанического института, Всесоюзного института растениеводства, Ленинградского университета, Ленинградского химико-фармацевтического института в ней приняли участие представители более 20 городов СССР: Москвы, Минска, Киева, Львова, Кишинева, Вильнюса, Риги, Каунаса, Тбилиси, Батуми, Еревана, Алма-Аты, Душанбе, Уфы, Свердловска, Сыктывкара, Якутска и др. В соответствии с тематикой исследований заседания проходили по 6 секциям.

Оргкомитет конференции признателен за поддержку и помощь руководству БИН, а также Н. Н. Цвелеву, В. Т. Ярмишко, Э. С. Терехину за доклады по концептуальным проблемам ботаники на пленарном заседании. Кроме того, мы благодарим С. И. Чубарова и В. Ю. Нешатаеву, на которых легла основная часть работы по организации конференции и подготовке ее Трудов к изданию.

По результатам работы конференции составлен и депонирован в ВИНИТИ сборник «Труды III молодежной конференции ботаников Ленинграда» (14 XI 1990, № 5700—5703—В90), включающий 96 оригинальных статей, сгруппированных в 4 тома.

Первый том (254 с.) содержит работы, представленные участниками заседаний секции «Систематика и география высших растений» (28 статей). Второй том (210 с.) содержит работы, представленные секцией «Анатомия, морфология и эмбриология высших растений (21 статья). Третий том (260 с.) содержит работы, представленные секцией «Растительность СССР» (24 статьи). Четвертый том (181 с.) содержит работы, представленные секциями «Ботаническое ресурсоведение» и «Палеоботаника» (23 статьи).

Более подробную информацию о статьях, вошедших в сборник, можно получить из «Реферативного журнала» № 3, 4. 1991 г.

К. Г. Ткаченко, Ю. Р. Росков.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 28 III 1991

УДК 002.704.31 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 8

ПЯТЫЕ ГОРДЯГИНСКИЕ ЧТЕНИЯ

E. L. LYUBARSKY, V. I. POLUYANOVA. THE FIFTH GORDYAGIN'S READINGS

С 1977 г. кафедрой ботаники Казанского университета и Казанским отделением ВБО периодически организуются Чтения имени А. Я. Гордягина.[1]

1 ноября 1990 г. в Казани состоялись Пятые Гордягинские чтения, посвященные 125-летию со дня рождения А. Я. Гордягина.

Е. Л. Любарский (Казанский университет) выступил с докладом «125 лет со дня рождения А. Я. Гордягина». Кратко рассказав о биографии выдающегося ботаника, родившегося 17 октября (по старому стилю) 1865 г., докладчик подчеркнул роль учебно-педагогической, организаторской и научно-исследовательской деятельности Гордягина в становлении геоботаники в России и особенно в Казани и Среднем Поволжье, в создании известной Казанской геоботанической школы.

И. С. Белюченко (Университет дружбы народов им. Патриса Лумумбы, Москва) сделал доклад «Развитие злаков различного происхождения в географическом разрезе». На основании большого сравнительно-географического материала (Ботсвана, Куба, Абхазия и др.), собранного и проанализированного за много лет собственных наблюдений, автор разработал стройную концепцию ритмотипов злаков, предлагая различать 6 ритмотипов: 1) растения летнего роста и осенне-зимнего цветения; 2) растения круглогодичного роста; 3) растения весенне-летнего развития; 4) растения круглогодичного развития; 5) растения круглогодичного развития с массовым цветением в позднелетний—раннеосенний период; 6) растения зимне-ранневесеннего развития. Каждой группе ритмотипов дана детальная сравнительная эколого-морфолого-физиологическая характеристика. На основании своих исследований Белюченко предложил стратегию интродукции злаков в различные районы нашей страны с целью решения важнейших проблем кормопроизводства и экологически корректного рационального природопользования.

Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова.

Казанский государственный университет

Получено 21 XI 1990

---

[1] См. Бот. журн. 1979. Т. 64, № 1. С. 149—150; 1981. Т. 66, № 5. С. 763; 1984. Т. 69, № 7. С. 995; 1989. Т. 74, № 12. С. 1831.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704 : 315 : 006.3 (571.6)
© 1991 г.

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1990 ГОДУ

Lar. N. VASILYEVA. THE PRIMORYE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1990 YEAR

В 1990 г. члены Приморского отделения Всесоюзного ботанического общества (ПО ВБО) провели 7 собраний, на которых заслушали 11 докладов и сообщений.

10—16 сентября в Дальневосточном государственном университете проходило 2-е Всесоюзное совещание «Современные проблемы экологической анатомии растений», в котором приняли участие многие члены ПО ВБО: Д. Д. Басаргин, Э. В. Бойко, Т. Г. Буч, Л. И. Васинева, Г. И. Ворошилова, Л. Н. Миронова, В. А. Недолужко, Л. Г. Паймеева, Ю. С. Полийчук, Н. С. Пробатова, С. А. Снежкова, О. В. Храпко.

В преддверии этого совещания 2 доклада на собраниях ПО ВБО были посвящены соответствующей тематике. **Э. В. Бойко** (Тихоокеанский ин-т биоорганической химии) сделала доклад на тему «Ультраструктура поверхности и некоторые анатомо-морфологические характеристики семянок в связи с таксономией *Artemisia*». Она отметила, что изучение ботанических объектов с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) имеет большое значение в карпологии, так как характер ультраструктуры поверхности семян является важным признаком для установления границ родов, а также для выделения подродов и секций. Применение СЭМ очень важно для семейств, имеющих мелкие плоды и семена, особенно для сем. *Asteraceae*. Данные о строении ультраструктуры поверхности семянок сложноцветных практически отсутствуют, и исследования докладчика в этом направлении имеют большое значение. В результате проведенного изучения оказалось, что по ультраструктуре семянок род *Artemisia* хорошо отличается от всех дальневосточных сложноцветных, за исключением *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., семянки которого имеют ослизняющиеся клетки такого же типа, как у многих видов *Artemisia*. Деление рода *Artemisia* проведено на основании различного типа расположения ослизняющихся клеток в оболочке семян. Наиболее однообразными по ультраструктуре и макроморфологическим признакам являются виды подрода *Dracunculus* и секции *Artemisia* подрода *Artemisia*; наиболее гетерогенны по ультраструктуре секции *Abrotanum* и *Absinthium*. Выступившие в обсуждении отметили большой фактический материал и оригинальность подхода к изучению большого рода, что может служить основой для солидных теоретических выводов.

С. А. Снежкова (Дальневосточный гос. ун-т) выступила с докладом «Анатомическая характеристика древесины лиан». Во флоре южной части советского Дальнего Востока (СДВ) известно 26 видов лиан. В докладе было отмечено, что лианы — это своеобразная жизненная форма, развитие которой повлекло выработку определенных структурных адаптаций, и очень интересный объект для изучения экологической анатомии. Оказалось, что в строении древесины лиан чаще находит отражение их систематическое положение и в меньшей степени сказывается жизненная форма (в основном в количественных показателях). По признакам строения наиболее примитивной является древесина *Schizophragma*. Эта лиана встречается только на Курильских о-вах, т. е. в районе с повышенной влажностью, где она занимает открытые местообитания. Наиболее совершенна по строению древесина *Celastrus, Tripterigium, Vitis* и *Parthenocissus*. Для всех видов лиан отмечено наличие вазицентрической паренхимы, образующей сплошную или несплошную обкладку сосудов, которые окружены живыми клетками почти со всех сторон. Вероятно, от присутствия последних зависит скорость тока воды. Появление этого типа древесной паренхимы можно рассматривать как приспособительное. Для многих видов лиан характерно наличие крупных просветов сосудов. Поровость сосудов различна: у некоторых лиан — лестничная, что является систематическим признаком семейств *Vitaceae, Schisandraceae, Hydrangeaceae*. У представителей других семейств поровость очередная, супротивная и переходного типа. Лазящие лианы имеют более длинные членики сосудов, чем вьющиеся. У первых отмечены также самые высокие лучи, в которых содержится основной запас питательных веществ в стебле.

Е. А. Чубарь (Ин-т биологии моря) рассказала о состоянии изученности флоры Дальневосточного морского заповедника, расположенного в акватории и на островах залива Петра Великого. Около 1000 га приходится на сушу заповедника, который функционирует уже 12 лет. За это время растительный покров изменился, восстанавливаются популяции, нарушенные антропогенным и зоогенным воздействием, особенно на одном из больших островов, где была предпринята попытка развести песцов, окончившаяся крахом. Очень быстро идет восстановление лесного покрова — везде, за исключением морских террас, где поселяются чайки. На территории заповедника выявлено более 700 видов сосудистых растений. Слушатели отметили, что организация заповедника в районе с изуродованным растительным покровом была вызовом традиции, так как обычно заповедники организуются на нетронутых территориях. Может быть, опыт наблюдения за быстрым восстановлением растительности поможет нам спасти оз. Ханка, окружив его заповедной территорией.

Доклад **Б. А. Семкина** (Тихоокеанский ин-т географии) «Уссурийский заповедник — водосборы водохранилищ и сопредельной территории» также касался природоохранной системы. Докладчик считает, что нельзя сохранить «дикую» природу путем консервации отдельных охраняемых объектов. Необходимо формировать целые экосистемы и знать законы их функционирования. Основное внимание было направлено на природоохранную систему Родомана, которая интересна с точки зрения прогноза и проектирования тех возможных мероприятий, которые необходимы нам для обеспечения жизненных условий.

Одно из общих собраний было посвящено (в связи со 100-летием со дня рождения) памяти Б. А. Ивашкевича — одного из основателей научного лесоведения на Дальнем Востоке. С докладом о его жизни и деятельности выступил **В. А. Розенберг** (Биолого-почвенный ин-т, БПИ). Своими соображениями о применении принципов Б. А. Ивашкевича при изучении черневой тайги Алтая поделился также **А. Г. Крылов** (БПИ). Дальневосточное лесоведение было той базой, на которой развивались идеи Ивашкевича, отдавшего 27 лет изучению лесов Дальнего Востока. Его подход к классификации растительности был новаторским; именно его идеи, развитые впоследствии Б. П. Колесниковым, определили лидерство в области лесной типологии, которое постепенно утрачивается сегодня. В двух монографиях Б. А. Ивашкевича — "Маньчжурский лес" и «Девственный лес» — содержится теория развития леса. Третья монография «Дальневосточные леса и их промышленная будущность» имеет большое значение как руководство для ведения лесного хозяйства в смешанных разновозрастных лесах, которое может быть перспективным только с учетом возрастной динамики пород.

А. В. Галанин (Ин-т биологических проблем севера) изложил основные закономерности структуры растительного покрова Северной Азии. Цель исследований автора — развитие понятийного аппарата, поиск основных экологических принципов и закономерностей структурной организации растительного покрова на ценотическом и ландшафтно-экологическом уровнях. Проведена инвентаризация флоры и растительности ряда районов Калинининградской обл., Коми АССР, Алтайского и Сохондинского заповедников, Чукотки. Разработаны рекомендации по использованию экологического потенциала флоры Полярного Урала для закрепления эродированных участков, а также для создания искусственных лугов в тундрах. Докладчик считает, что на ландшафтно-экологическом уровне растительный покров континуален, и эта непрерывность определяется внешней средой, в первую очередь эдафическим фоном. На ценотическом уровне растительный покров дискретен. Данный подход к рассмотрению организации растительного покрова имеет методологическое значение.

Впечатлениями о поездках в страны азиатского Тихоокеанского региона поделились **С. С. Харкевич** (БПИ) и **Ю. И. Манько** (БПИ). С. С. Харкевич был на Аляске с 21 июля по 6 августа 1990 г. в порядке научного обмена с университетом Аляска накануне 250-летия открытия Аляски экспедицией Чирикова. Кроме знакомства с постановкой работ по охране растительного мира, рекультивации нарушенных площадей и созданию первого ботанического сада были предоставлены широкие возможности для работы в поле и сбора гербарного материала. В окрестностях Большого Анкориджа обследовано 11 пунктов от литорали до альпийского пояса. На Крайнем Севере главным образом на побережье залива Прудо, где проводятся большие разработки по добыче нефти, обследованы 7 пунктов. Собранный материал объемом более 370 видов (свыше 800 листов) должен явиться основой для создания гербария Азиатско-Тихоокеанского региона. В штате Аляска хорошо поставлена охрана природы, в том числе и растительного покрова. Отмечена также очень высокая культура поведения человека на лоне природы (не было замечено ни одного кострища и ни одного нефтяного пятна). Обсуждались вопросы сотрудничества в устройстве и изучении Берингийского национального парка и сравнительного изучения горных узлов Мак-Кинли (Аляска) и Ледяная (Камчатская обл.), лежащих примерно на одной широте. Доклад сопровождался показом гербарных образцов, цветных диапозитивов, карт и литературы.

Ю. И. Манько рассказал о международном симпозиуме, посвященном японской горе Фудзи. Движение в защиту природной среды ширится во всем мире, и японские власти префектуры Яманаси решили быть спонсорами этого симпозиума, пригласив выдающихся экспертов в области изучения растительности, среди которых был и Ю. И. Манько. Гора Фудзиями, символ природы Японии, является сокровищницей уникальной растительности, которую необходимо сохранить для будущих поколений. Участники симпозиума обсудили реальное состояние сообществ горы Фудзи и высказали свои мнения не только об этой японской святыне, но и о возможности спасти нашу планету от тяжелой болезни, поразившей природу. Девизом симпозиума были слова: «От горы Фудзи — к миру, от мира — к горе Фудзи». Доклад также сопровождался показом цветных диапозитивов.

В 1990 г. состоялось знаменательное событие: создан государственный заповедник «Джугджурский» Государственного комитета РСФСР по экологии и природопользованию (Хабаровский край; общая площадь 806 256 га). Организация Джугджурского заповедника дает возможность объединить в единую географическую систему функционирующие на СДВ заповедники, расположенные на севере (о-в Врангеля, Магаданский, Кроноцкий) и на юге (Поронайский, Курильский, Зейский, Хинганский, Буреинский, Большехехцирский, Комсомольский, Сихотэ-Алинский, Уссурийский, Лазовский, «Кедровая падь» и Ханкайский).

Джугджурский заповедник расположен в Аяно-Майском р-не Хабаровского края. Его территория отличается богатством и своеобразием растительного и животного мира, что обусловлено нахождением на Великом трансазиатском миграционном пути из Центральной Азии в Северную Америку. Только на этом участке на побережье Охотского моря выходит Сибирская плита, и только здесь, в бассейне р. Лантарь, несколько южнее пос. Аян, на побережье моря выходит сосна обыкновенная со свитой сопутствующих видов. Флора и растительность на территории заповедника изучалась полевыми отрядами Ю. И. Манько в 1968—1969 гг. и С. С. Харкевича в 1973, 1977-1979 гг. Выявлено более 900 видов сосудистых растений, что составляет почти четверть видового состава сосудистых растений всего региона — очень высокий уровень флористического богатства для тех широт. В организации заповедника деятельное участие приняло ПО ВБО.

25 декабря 1990 г. состоялись 44-е Комаровские чтения, на которых заслушано 6 докладов: 1. Растительный покров Магаданского геоботанического района (А. В. Галанин, А. В. Беликович). 2. Флористическое районирование северо-востока Амурской обл. (В. В. Якубов). 3. Фитоценотическая структура реликтовых степей верховьев Колымы (Н. С. Проскурина). 4. Экотопологическая структура конкретной флоры горно-тундрового района среднего течения р. Анадырь (А. В. Беликович). 5. Распространение и особенности размещения ели Глена и лесов с ее участием (В. А. Шафрановский). 6. Степень охраны редких видов растений как показатель остроты проблем природопользования (В. П. Селедец).

Вышли из печати: 1-й том сводки «Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока» и 36-й выпуск Комаровских чтений.[1] Содержание выпуска: 1. Ультраструктура поверхности семенной кожуры и морфологическая характеристика семян некоторых видов сосудистых растений советского Дальнего Востока (Т. Г. Буч). 2. Таксономический обзор сем. *Fabaceae*, числа хромосом и распространение на советском Дальнем Востоке (Н. С. Павлова, Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская). 3. Флороохранное районирование советского Дальнего Востока (В. П. Селедец). 4. Анализ флоры сосудистых растений Большехехцирского заповедника (Хабаровский край) (А. Б. Мельникова). 5. Остепненные луга Среднеамурской равнины (М. Х. Ахтямов).

Лар. Н. Васильева.

Приморское отделение
Всесоюзного ботанического общества
Владивосток

Получено 16 I 1991

---

[1] Заявки на Комаровские чтения можно присылать по адресу Биолого-почвенного ин-та (690022, г. Владивосток-22, пр. 100 лет Владивостоку, 159, лаборатория высших растений).

CONTENTS

Page

Plyushch T. A. On the egg apparatus ultrastructure in angiosperms 1049
Katenin A. E. The structure of plant cover of the plain scarp to the river valley in the Chukotka peninsula 1056

COMMUNICATIONS 1069

Vinogradova V. M. The secretory conceptacles on the flower petales being a new diagnostic feature in the family *Umbelliferae* 1069
Shamrov I. I., Winter A. N. The ovule development in representatives of the genera *Nymphaea* and *Victoria* (*Nymphaeaceae*) 1072
Kravetz E. A., Bannikova V. P., Colyuchaya G. S. The growth and differentiation of the *Triticum aestivum* (*Poaceae*) embryo under the influence of low temperatures 1083
Serov V. P. The fruit structure in the genus *Clematis* (*Ranunculaceae*) 1090
Asatrian M. J. The morphological, anatomical and biological features of some members of the genus *Haemanthus* (*Amaryllidaceae*) 1100
Khaitova Z. P., Bykova N. B., Abzalov M. F. The morphological and anatomical investigation of the dwarf lines of *Gossypium hirsutum* (*Malvaceae*) 1105
Mazurenko M. T. The ontogeny of *Vaccinium arctostaphylos* (*Ericaceae*) 1113
Shutov V. V. The changes of shoot morphological parameters of *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) in communities of different associations 1121
Astrologova L. E. The influence of shoot cutting on restoration of *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) in bilberry pine forests of the Arkhangelsk region 1126
Katrushenko I. V. The pattern of dynamics of the southern taiga *Piceeta* composita 1130
Marjushkina V. J. The effect of *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) on the fallow demutation rate 1135
Nikolaeva M. G. Does the abscisic acid really take part in the regulation of seed formation and germination? 1144

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1151

Khursevich G. K., Rubina N. V. A new taxonomic combination in the genus *Actinocyclus* (*Bacillariophyta* 1151
Tkachik V. P. On the west-ukrainian *Arum maculatum* (*Araceae*) 1152
Dubovik O. N. On the nomenclature of the two closely related species *Arum alpinum* and *A. besserianum* (*Araceae*) of the Ukrainian flora 1156

FLORISTIC FINDINGS 1160

Gabrieljan I. G. *Potamogeton perfoliatus* (*Potamogetonaceae*) in the Sisianian Pliocene-Pleistocene flora (Armenia) 1160
Shkhagapsoyev S. Kh. Floristic findings in Kabardino-Balkaria 1163
Baranova O. G., Puzirjev A. N. On the new floristic findings in Udmurtia 1164
Kuvajev W. B., Kozhevnikova A. D., Buczackaya T. A. Once again on the flora of vascular plants of the Sibiryakov island 1167

CHROMOSOME NUMBERS 1174

Probatova N. S., Sokolovskaya A. P., Rudyka E. G. Chromosome numbers in some species of vascular plants from the Soviet Far East and other regions of the USSR 1174

OBITUARIES 1179

Kamelin R. V., Cherneva O. V. To the memory of Victor Petrovich Botschantzev (1910—1990) 1179

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1188

Mirkin B. M., Must N. M. (*A review*). The meadow culture and pasture management. 1990 . . 1188

CHRONICLE 1192

Tkaschenko K. G., Roskov Yu. R. On the publication of «The proceedings of the third conference of young botanists of Leningrad» 1192
Lyubarsky E. L., Poluyanova V. J. The fifth Gordyagin's readings 1193

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1194

Vasilyeva Lar. N. The Primorye branch of the All-Union Botanical Society in 1990 year 1194

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Плющ Т. А. К вопросу об ультраструктуре яйцевого аппарата покрытосеменных 1049
Катенин А. Е. Структура растительного покрова уступа равнины к речной долине на Чукотском полуострове 1056

СООБЩЕНИЯ 1069

Виноградова В. М. Секреторные вместилища на лепестках цветков — новый диагностический признак в семействе зонтичных 1069
Шамров И. И., Винтер А. Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae* 1072
Кравец Е. А., Банникова В. П., Колючая Г. С. Рост и дифференциация зародыша *Triticum aestivum* (*Poaceae*) при пониженных температурах 1083
Серов В. П. Строение плода в роде *Clematis* (*Ranunculaceae*) 1090
Асатрян М. Я. Морфолого-анатомические и биологические особенности некоторых представителей рода *Haemanthus* (*Amaryllidaceae*) 1100
Хаитова З. Р., Быкова Н. Б., Абзалов М. Ф. Морфолого-анатомическое исследование карликовых линий *Gossypium hirsutum* (*Malvaceae*) 1105
Мазуренко М. Т. Онтогенез *Vaccinium arctostaphylos* (*Ericaceae*) 1113
Шутов В. В. Изменение морфологических параметров побегов *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) в сообществах разных ассоциаций 1121
Астрологова Л. Е. Влияние срезки побегов на восстановление *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) в сосняках черничных Архангельской области 1126
Катрушенко И. В. Особенности динамики южнотаежных сложных ельников 1130
Марьюшкина В. Я. Влияние *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) на скорость демутации залежи 1135
Николаева М. Г. Участвует ли абсцизовая кислота в регуляции процессов формирования и прорастания семян? 1144

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1151

Хурсевич Г. К., Рубина Н. В. Новая таксономическая комбинация в роде *Actinocyclus* (*Bacillariophyta*) 1151
Ткачик В. П. О западноукраинском *Arum maculatum* (*Araceae*) 1152
Дубовик О. Н. О номенклатуре двух близких видов *Arum alpinum* и *A. besserianum* (*Araceae*) флоры Украины 1156

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1160

Габриелян И. Г. *Potamogeton perfoliatus* (*Potamogetonaceae*) в сисианской плиоценово-плейстоценовой флоре (Армения) 1160
Шхагапсоев С. Х. Флористические новинки Кабардино-Балкарии 1163
Баранова О. Г., Пузырев А. Н. О новых флористических находках в Удмуртии 1164
Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Бучацкая Т. А. Дополнения к флоре сосудистых растений острова Сибирякова 1167

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1174

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других регионов СССР 1174

ПОТЕРИ НАУКИ 1179

Камелин Р. В., Чернева О. В. Памяти Виктора Петровича Бочанцева (1910—1990) 1179

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1188

Миркин Б. М., Муст Н. М. (*Рецензия*). Луговодство и пастбищное хозяйство. 1990 1188

ХРОНИКА 1192

Ткаченко К. Г., Росков Ю. Р. К выходу в свет «Трудов III молодежной конференции ботаников Ленинграда» 1192
Любарский Е. Л., Полуянова В. И. Пятые Гордягинские чтения 1193

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1194

Васильева Лар. Н. Приморское отделение Всесоюзного ботанического общества в 1990 году 1194

ВНИМАНИЮ РУКОВОДИТЕЛЕЙ ПРЕДПРИЯТИЙ, ОРГАНИЗАЦИЙ И КООПЕРАТИВОВ

Ботанический журнал публикует платные рекламные объявления и информации по заказам государственных и общественных предприятий, организаций, кооперативов, частных лиц.

В случае необходимости редакция может заключить с Вами договор на периодическую публикацию Вашей рекламы или информации.

Для оформления заказа Вам необходимо направить гарантийное письмо за подписью руководителя и главного бухгалтера, где указать свои почтовые и банковские реквизиты, и текст самой информации по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, д. 1. Редакция Ботанического журнала.

Справки по телефону: 350-72-49.

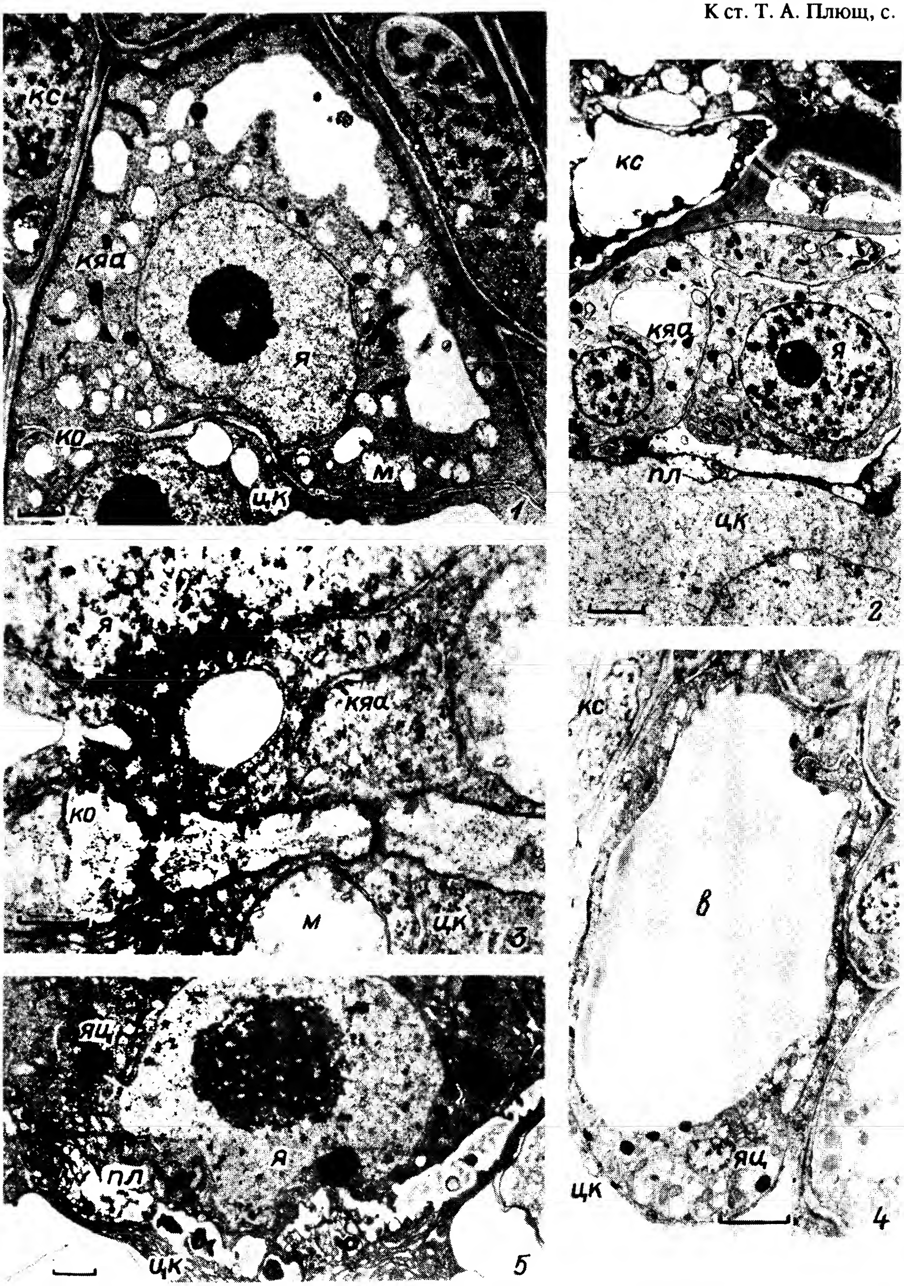


Таблица I. Дифференциация яйцевого аппарата.

1 — на раннем этапе развития, вскоре после цитокинеза, клетка яйцевого аппарата *Tamarix kotschyi* не поляризована, имеет полную стенку; *2* — недифференцированный яйцевой аппарат *Majantheum bifolium* вскоре после цитокинеза; *3* — участок стенки, общий для клетки яйцевого аппарата (в ее апикальной зоне) и центральной клетки *Tamarix kotschyi* (яйцевой аппарат недифференцированный); *4* — дифференциация клеток яйцевого аппарата сопряжена с развитием в них вакуоли и полярным распределением ядер и крупных вакуолей (яйцеклетка *Tamarix kotschyi* перед оплодотворением); *5* — перед оплодотворением клетки яйцевого аппарата на апикальном полюсе имеют одни плазмалеммы: фрагменты яйцеклетки и центральной клетки *Crepis tectorum* (*5*). *в* — вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *кс* — клетки семяпочки, *кяа* — клетка яйцевого аппарата, *м* — митохондрия, *пл* — плазмалеммы (*а*), *цк* — центральная клетка, *я* — ядро, *яц* — яйцеклетка.

Масштабная линейка: *1* — 2 мкм, *2* — 5 мкм, *3*, *4* — 0.25 мкм, *5* — 1 мкм.

К с. 1053

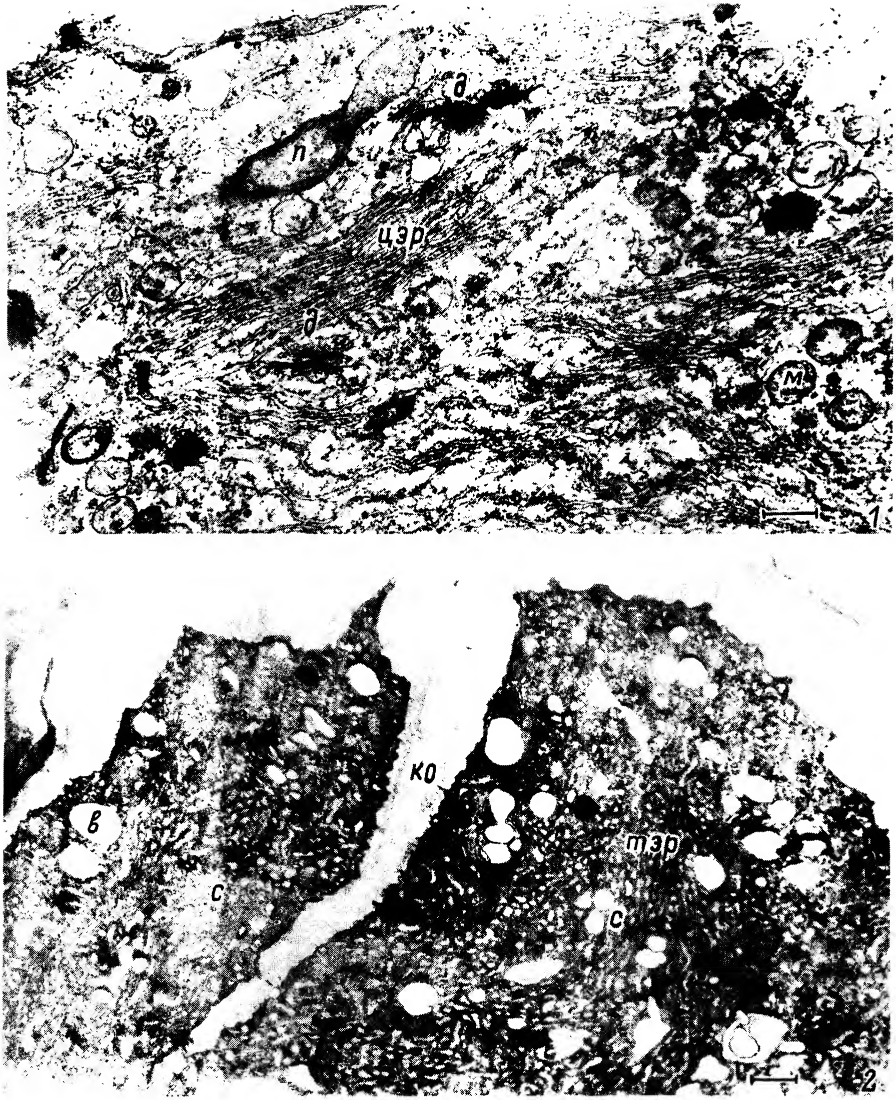


Таблица II. ЭР в синергидах.

1 — фрагмент синергиды *Majanthenum bifolium* с развитым цистерноидным ЭР; *2* — фрагменты синергид *Crepis tectorum*, заполненные элементами трубчатого ЭР. *д* — диктиосома, *п* — пластида, *с* — синергида, *тэр* — трубчатый эндоплазматический ретикулум, *цэр* — цистерноидный эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что на табл. I.

Масштабная линейка: *1* — 0.5 мкм, *2* — 1 мкм.

К ст. В. М. Виноградовой, с. 1069

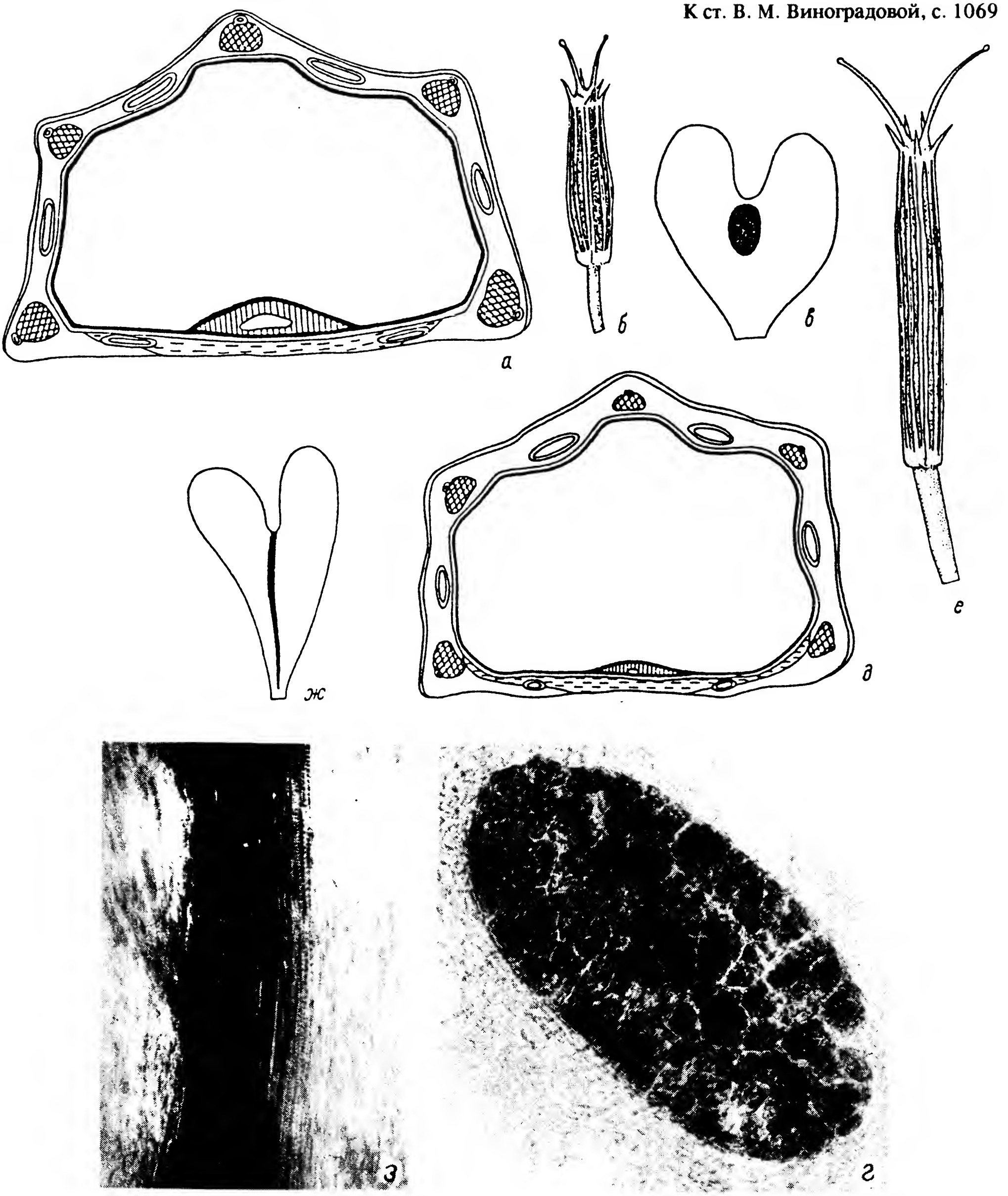


Таблица. *Grammosciadium daucoides* (*а—г*), *G. scabridum* (*д—з*).

б, е — плоды; *а, д* — поперечные срезы плодов; *в, ж* — схемы лепестков с секреторным вместилищами; *г, з* — микрофотографии секреторных вместилищ, × 150.

К ст. Е. А. Кравец, В. П. Банниковой, Г. С. Колючей, с. 1084

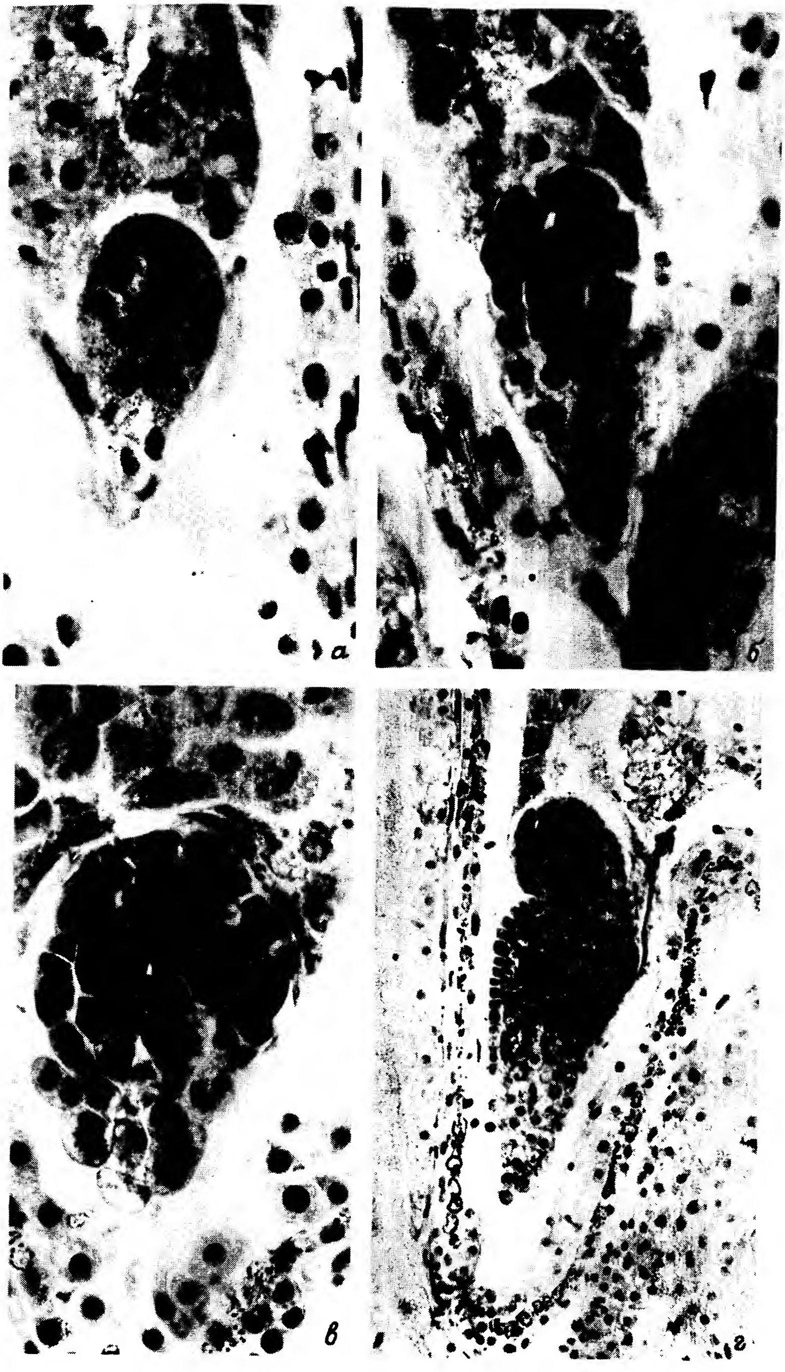


Таблица I. Зародыши пшеницы сорта Мечта 1 в возрасте от 4 до 10 сут, сформированные в условиях холодной камеры.

а — 4 сут, *б* — 6 сут, *в* — 8 сут, *г* — 10 сут после опыления.

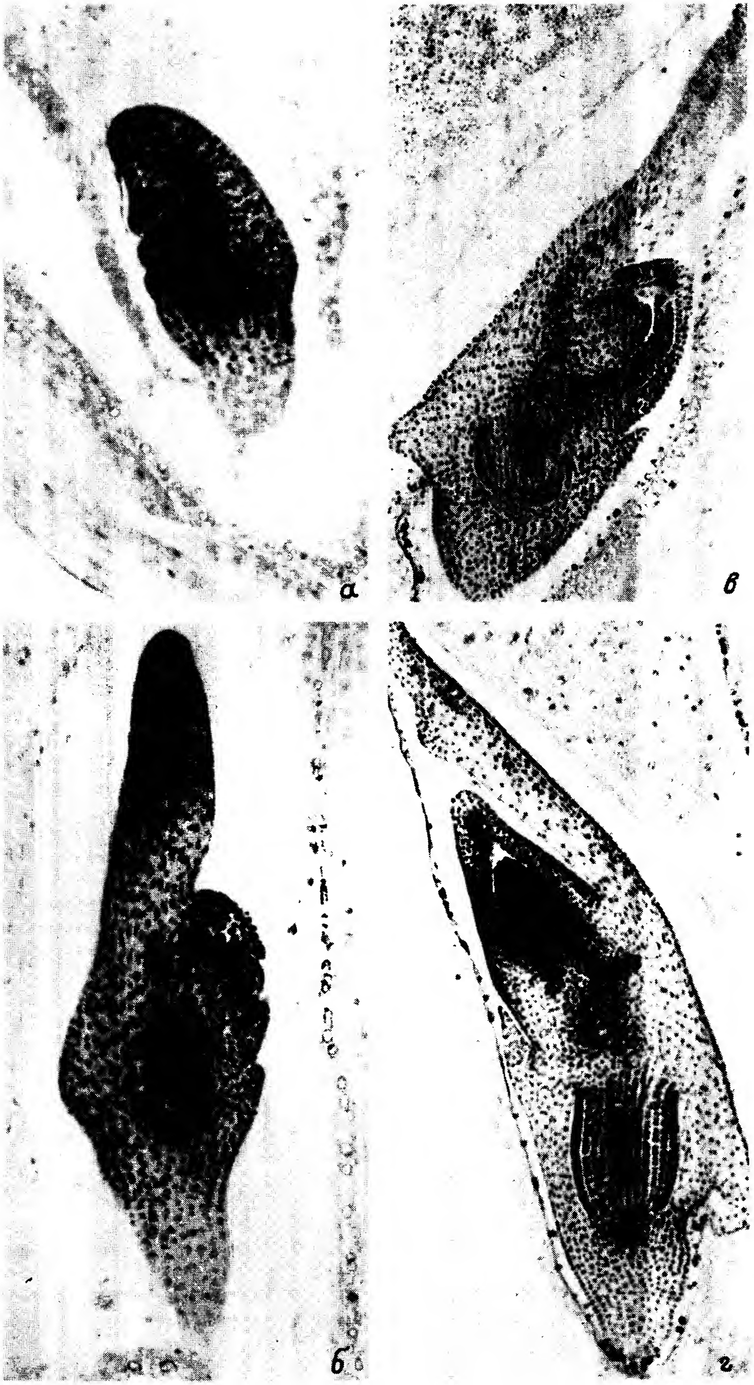


Таблица II. Зародыши пшеницы сорта Мечта 1 в возрасте от 12 до 25 сут, сформированные в условиях холодной камеры.

а — 12 сут, *б* — 14 сут, *в* — 18 сут, *г* — 25 сут после опыления.

К с. 1088

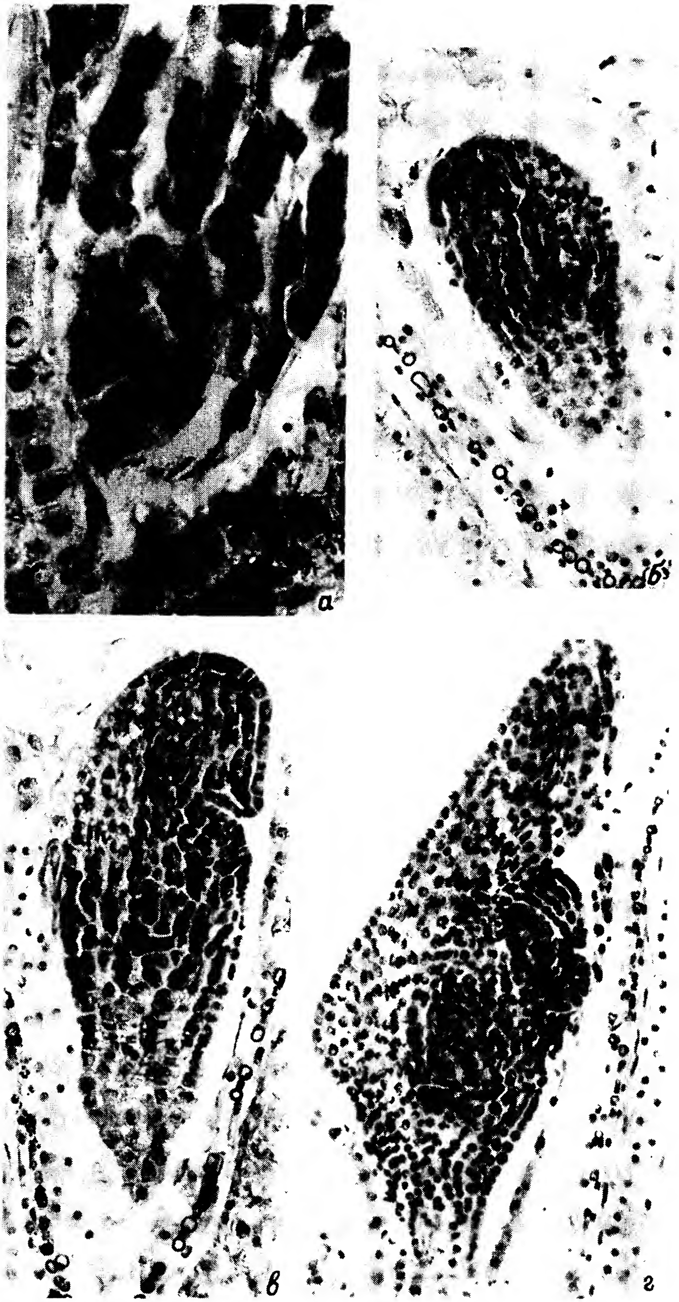


Таблица III. Зародыши пшеницы сорта Мироновская 808 в возрасте от 6 до 20 сут, сформированные в условиях холодной камеры.

а — 6 сут, *б* — 14 сут, *в* — 16 сут, *г* — 20 сут после опыления.

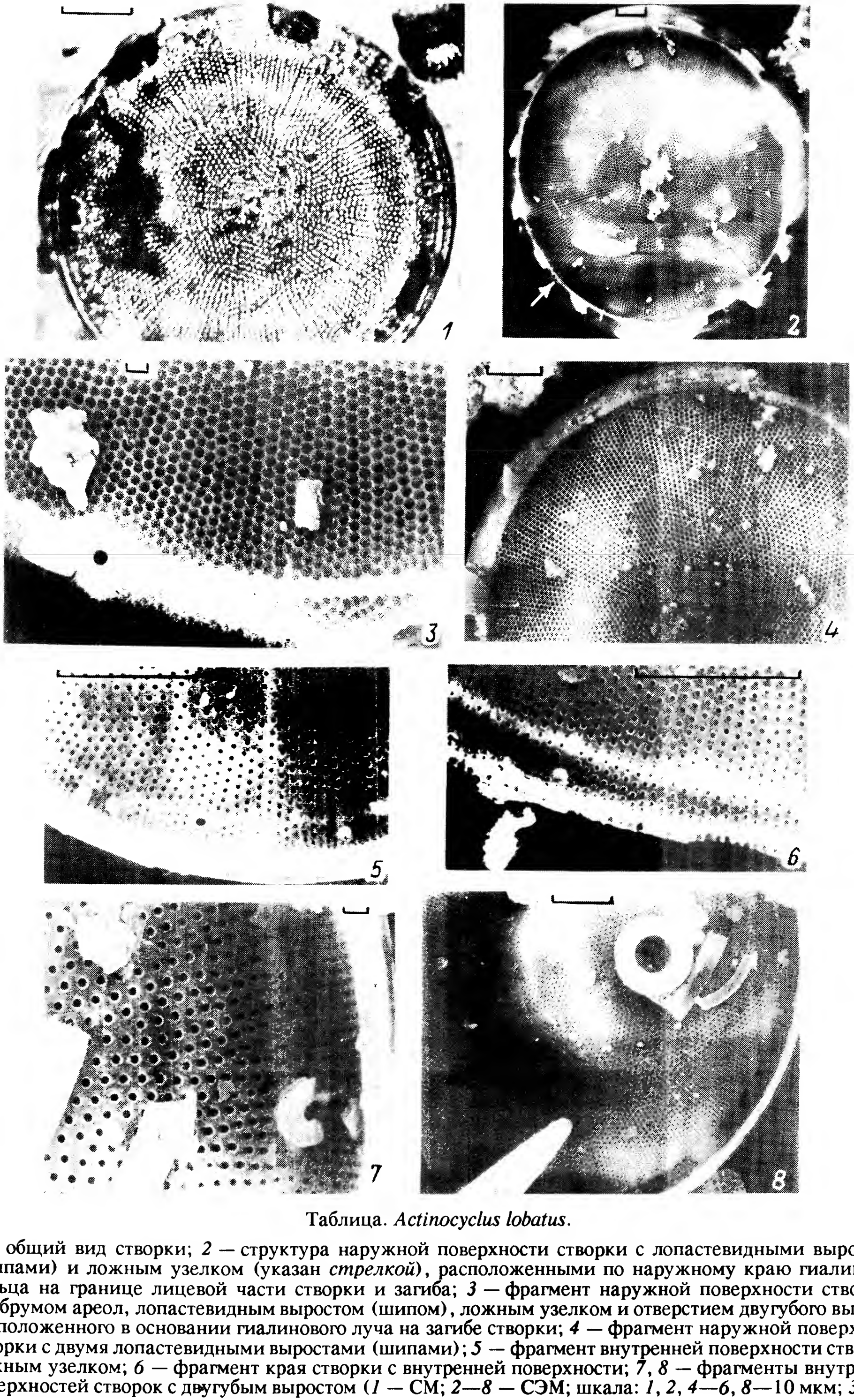


Таблица. *Actinocyclus lobatus*.

1 — общий вид створки; *2* — структура наружной поверхности створки с лопастевидными выростами (шипами) и ложным узелком (указан *стрелкой*), расположенными по наружному краю гиалинового кольца на границе лицевой части створки и загиба; *3* — фрагмент наружной поверхности створки с крибрумом ареол, лопастевидным выростом (шипом), ложным узелком и отверстием двугубого выроста, расположенного в основании гиалинового луча на загибе створки; *4* — фрагмент наружной поверхности створки с двумя лопастевидными выростами (шипами); *5* — фрагмент внутренней поверхности створки с ложным узелком; *6* — фрагмент края створки с внутренней поверхности; *7*, *8* — фрагменты внутренних поверхностей створок с двугубым выростом (*1* — СМ; *2—8* — СЭМ; шкала: *1*, *2*, *4—6*, *8*—10 мкм; *3*, *7* — 1 мкм).

К ст. И. Г. Габриелян, с. 1161

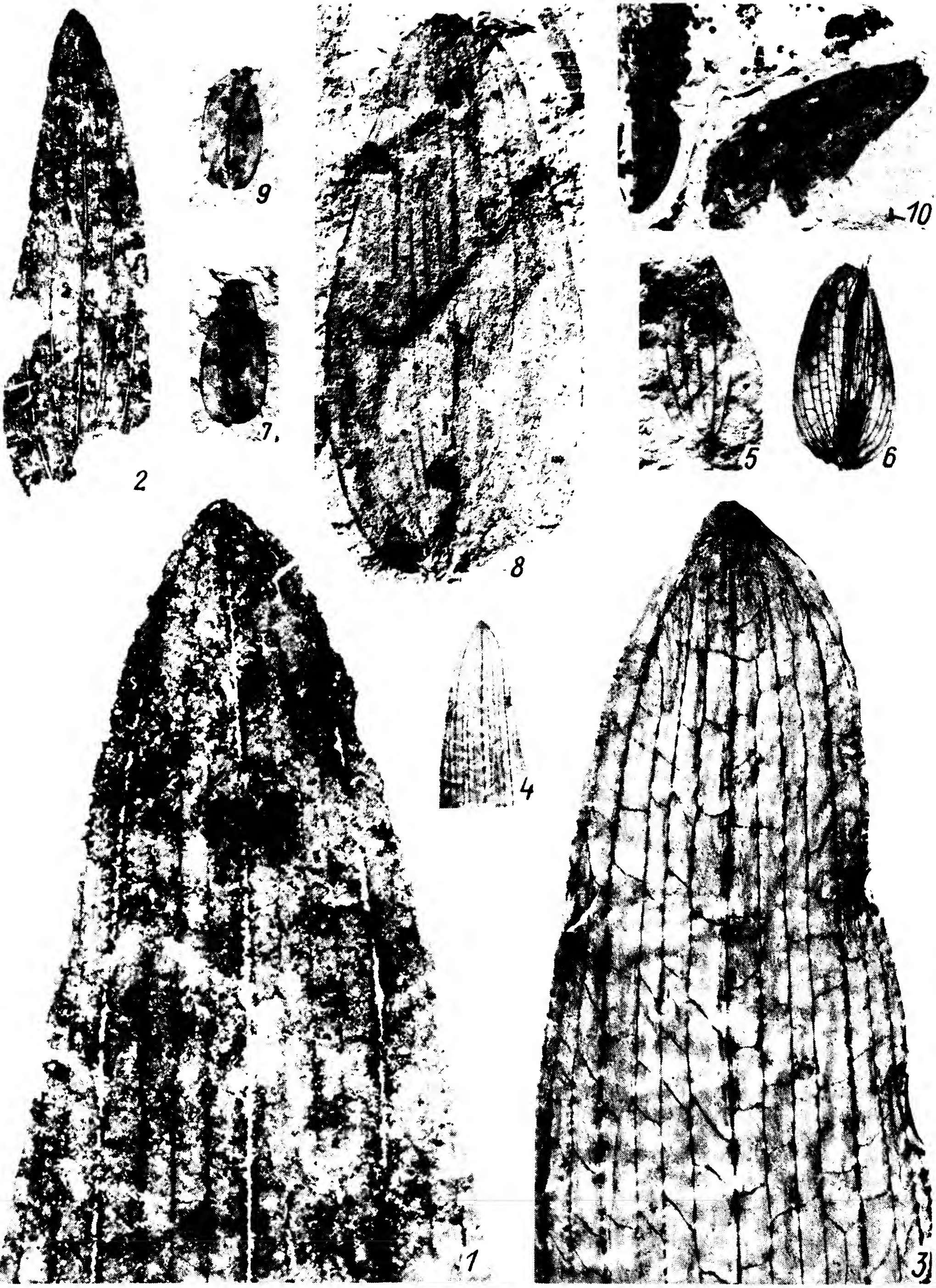


Таблица. *Potamogeton perfoliatus*. Ископаемые (*1*, *2*, *5*, *7—10*) и современные (*3*, *4*, *6*) листья.

1, *2* — обр. 30/811 (*1* — × 5); *3*, *4*, *6* — современный лист из Гербария БИН АН СССР (Кавказский сектор) (*3* — × 5); *5* — обр. 30/812; *7*, *8* — обр. 30/1131А (*8* — × 4); *9* — обр. 30/1131; *10* — обр. 30/1121.

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006-8136 Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 8. 1049—1200.